ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SÉRIE T. 14 1992, Nos 3-4

Juillet-Septembre/Octobre-Décembre 1992

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. GINSBURG.
Rédacteur : P. DUPLERIER.
Comité de rédaction : H. LELIÈVRE, E. L. PERSEIL, F. POPLIN, J. M. ROUCHY, S. SEN (Univ. PARIS VI), P. TASSY.
Comité scientifique : C. BABIN (Lyon), CHANG MEE MAN (Pékin, Chine), J. DERCOURT (Paris), C. DEVILLERS (Paris), M. DURANG-DELGA (Toulouse), J. H. FRANZEN (Frankfurt-am-main, Allemagne), Z. KIELAN-JAWOROWSKA (Oslo, Danemark), J. P. LAVEINE (Lille), M. NOVACEK (New York, USA), G. NELSON (New York, USA), C. PATTERSON (Londres, Angleterre), J. L. SANZ (Madrid, Espagne), H. P. SCHULTZ (Lawrence, USA), P. TAQUET (Paris).

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1992 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1 600 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 430 F.
SECTION C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **14**, 1992, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 3-4

SOMMAIRE — *CONTENTS*

J. LAFUSTE, P. SEMENOFF-TIAN-CHANSKY et F. TOURNEUR. — Succession microlamelles-lamelles dans le sclérenchyme pariétal de *Syringopora* Goldfuss, 1826 (Tabulata, Carbonifère) 249

Succession microlamellae-lamellae in the parietal sclerenchyme of Syringopora *Goldfuss, 1826 (Tabulata, Carboniferous).*

G. BRETON. — Réexamen de l'holotype de *Pentaceros dilatatus* Meunier, 1906 [= *Nymphaster obtusus* (Forbes, 1848)], Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata), Crétacé supérieur du Bassin de Paris 267

Redescription of the holotype of Pentaceros dilatatus *Meunier, 1906 [=* Nymphaster obtusus *(Forbes, 1848)] Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata), Upper Cretaceous from the Paris Basin.*

A. NEL. — Essai de révision des Berytidae fossiles (Heteroptera, Pentatomorpha). 275

Essay of revision of the fossil Berytidae (Heteroptera, Pentatomorpha).

J. GAUDANT. — Présence des genres *Dapaloides* Gaudant et *Dapalis* Gistel (Poissons téléostéens, Percoidei) dans l'Oligo-Miocène lacustre de la Limagne bourbonnaise 289

Occurrence of the genera Dapaloides *Gaudant and* Dapalis *Gistel (Teleostean Fishes, Percoidei) from the lacustrine Oligo-Miocene of Burbonaise Limagne.*

L. GINSBURG. — Les genres *Pseudarctos* et *Ictiocyon*, Amphicyonidae (Carnivora, Mammalia) du Miocène européen 301

The genera Pseudarctos *and* Ictiocyon, *Amphicyonidae (Carnivora, Mammalia) from the european Miocene.*

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section C, nos 3-4 : 249-265.

Succession microlamelles-lamelles dans le sclérenchyme pariétal de *Syringopora* Goldfuss, 1826 (Tabulata, Carbonifère)

par Jean LAFUSTE †, Pierre SEMENOFF-TIAN-CHANSKY
et Francis TOURNEUR

Résumé. — La constitution microstructurale des parois chez le genre *Syringopora* Goldfuss, 1826 est mise en évidence par l'emploi de lames ultra-minces à faces polies dans du matériel provenant du Carbonifère inférieur de France et de Belgique. On reconnaît de l'extérieur à l'intérieur des murailles une mince enveloppe corticale constituée de fibres et fibroïdes, une couche d'épaisseur relativement faible composée de microlamelles cupulaires et enfin un manchon périluminaire bien développé de lamelles onduleuses ; les planchers sont lamellaires et les épines septales fibreuses. Ces données microstructurales sont à intégrer dans la diagnose générique de *Syringopora*.

Mots-clés. — Tabulata, biocristaux, systématique, Carbonifère, France, Belgique.

Abstract. — The wall microstructural composition of the genus *Syringopora* Goldfuss, 1826 has been investigated by polished ultra-thin sections from Lower Carboniferous specimens from France and Belgium. The following succession has been recognized from the outer part to the inner part of the wall : a thin cortical layer of fibres and fibroids followed by a slightly thicker layer composed of cupular microlamellae and, finally, by a well-developed periluminar layer of undulating lamellae. The tabulae are lamellar and the septal spines fibrous. These microstructural data should be incorporated in the generic diagnosis of *Syringopora*.

Key words. — Tabulata, biocrystals, Systematics, Carboniferous, France, Belgium.

J. LAFUSTE (1930-1990) et P. SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, *URA 12 du CNRS, Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, F-75005 Paris, France.*
F. TOURNEUR, *Unité de Paléontologie et de Paléogéographie, Université Catholique de Louvain, 3 place Louis Pasteur, B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.*

Le genre *Syringopora* Goldfuss, 1826, peut être considéré comme l'archétype des Tabulés fasciculés ; en effet, il fut le premier genre de ce groupe à être décrit et il en montre tous les traits morphologiques fondamentaux : des polypiérites tubulaires subparallèles, unis à intervalles irréguliers par des tubules de connexion, l'espace intérieur des polypiérites étant recoupé par des planchers infundibuliformes. Comme c'est le cas pour la plupart des genres anciennement décrits (notamment *Favosites* Lamarck, 1816), de très nombreuses espèces lui ont été attribuées, de l'Ordovicien au Permien. Cet élargissement à des formes parfois très différentes, qui ne présentent guère comme caractère commun que l'habitus fasciculé, a rendu nécessaire un retour aux matériaux originaux, pour mieux cerner les caractères propres au genre *Syringopora* et en présenter une diagnose précise. La présente note est consacrée à la description microstructurale d'espèces du Dinantien de Belgique et de France.

Données historiques sur la microstructure

La constitution lamellaire du sclérenchyme de la muraille du genre *Syringopora* est l'une des premières microstructures à avoir été décelée chez les Tabulata : elle a été dessinée en 1879 par Nicholson et en 1898 par Struve. Cette microstructure, reconnaissable en lames minces, a été par la suite très souvent signalée dans les descriptions spécifiques des représentants de ce genre, comme par exemple par Dubatolov (1971 : 13), Yanet (1971 : 46, 51) et Nowinski (1976 : 81). Dans les traités généraux de paléontologie, la constitution « concentrique », « lamellaire » ou « feuilletée » du squelette de certains représentants de la famille des Syringoporidae est rapportée par Lecompte (1952 : 521), Sokolov (1955 : 193) et Hill (1981 : F645). Notons toutefois que ce dernier auteur la considère comme résultant d'une diagenèse à partir d'un sclérenchyme fibreux. Par ailleurs, Nelson (1962 : 457) a signalé une microstructure « d'apparence fibreuse radiale » chez *Syringopora virginica* Butts, 1941, mais la morphologie de ce polypier conduit en fait à le placer dans le genre *Pleurosiphonella* Tchudinova, 1970.

Dans toutes les publications antérieures à ce jour, qui résultent de l'examen de sections d'épaisseur « pétrographique » (environ 30 µm), le matériel biocalcitique des parois de *Syringopora* est figuré comme complètement homogène et de constitution lamellaire (Dubatolov, 1971 : fig. 1, p. 13 ; Hill, 1981 : fig. 305, p. F454 ; Tchudinova, 1986 : fig. 51, p. 80). Or, la réalisation de lames ultra-minces à faces polies (Lafuste, 1970), en permettant de déterminer la morphologie individuelle exacte des biocristaux, a révélé que les murailles des *Syringopora* typiques du Carbonifère inférieur comportent en réalité des lamelles et des microlamelles bien différenciées. Mistiaen (1988 : 216-217) a décrit récemment la microstructure microlamellaire de polypiers néodévoniens qu'il attribue au genre *Syringopora*, mais l'appartenance de ces formes à ce genre au sens strict serait à vérifier. Rappelons également que Brood (1978 : fig. 3 A-F, 6 A-D) a publié de bonnes photographies en microscopie électronique des éléments granulaires et lamellaires qui constituent la muraille de Syringoporides du Silurien de Gotland, alors que l'ouvrage récent de Wang *et al.* (1989 : pl. 67, fig. 1-12 ; pl. 71, fig. 9, 12) propose des illustrations d'un Syringoporide carbonifère de Chine.

Matériel étudié

Nous avons examiné le matériel original de l'espèce-type du genre, *Syringopora ramulosa* Goldfuss, 1826, conservé dans les collections de l'Institut de Paléontologie de l'Université de Bonn sous le numéro GPIBo 251 (pl. I, 1). Ce matériel, qui provient du Dinantien de l'est de la Belgique (Tourneur *et al.*, 1989 : 404, 413), est entièrement silicifié et ne peut donc rien révéler quant à la constitution originelle des murailles. Tous les topotypes au sens strict, c'est-à-dire les spécimens provenant de la même région géographique et du même horizon stratigraphique (les Dolomies de la Vesdre), que nous avons pu récolter et examiner, présentent exactement la même conservation déficiente pour une étude efficace de la microstructure (pl. I, 2-3) ; il en sera fort probablement de même pour tout matériel strictement topotypique. Toutefois, au vu de la complète analogie morphologique des polypiers répertoriés ci-dessous avec ceux de la collection Goldfuss et avec les topotypes que nous avons étudiés, nous

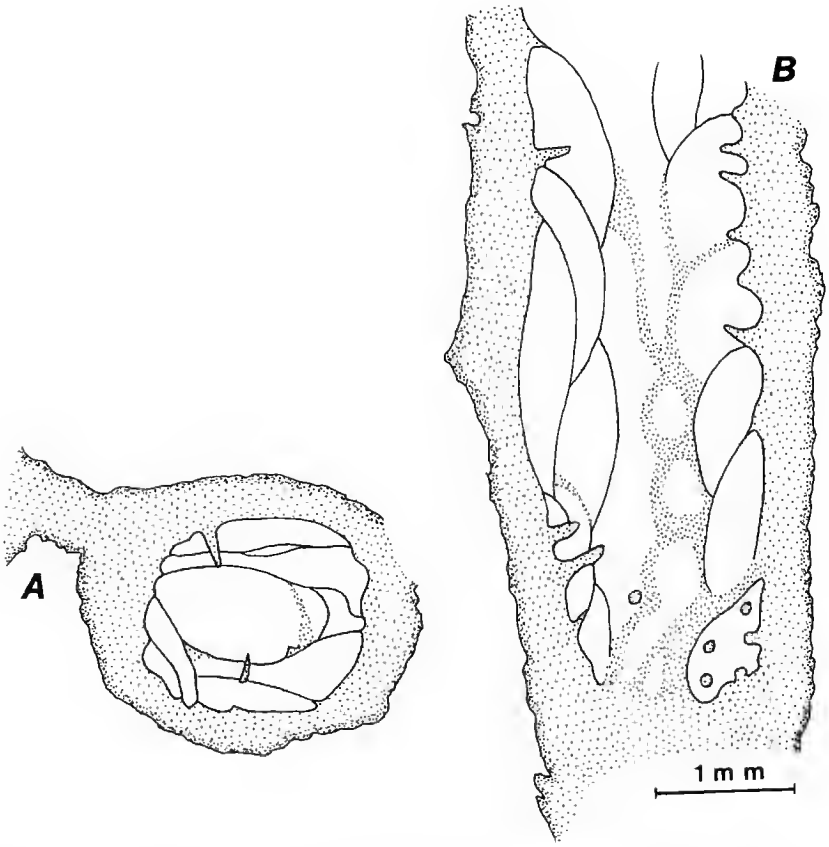


FIG. 1. — *Syringopora* sp. A, Viséen supérieur de la Montagne Noire (Hérault, France), morphologie d'un polypiérite : A, coupe transversale ; B, coupe longitudinale, MNHN LP R54871 (lames minces PS 4782/1-2).
Syringopora sp. A, *Upper Visean of the Montagne Noire (Hérault, France), morphology of a corallite. A, transverse section ; B, longitudinal section.*

considérons que les données microstructurales qui sont exposées dans cette note peuvent être attribuées au genre *Syringopora*.

Pour l'étude de la microstructure, a été examinée en premier lieu une colonie présentant les caractères structuraux typiques du genre *Syringopora*, à savoir la présence de tubules de connexion unissant à intervalles irréguliers des polypiérites phacelloïdes munis de planchers disposés en syrinx axiaux (fig. 1 A-B). Les sections sont conformes aux remarquables photographies données par WILMORE (1910 : pl. XLI, fig. 1-4), qui attribue son matériel à l'espèce classique *Syringopora reticulata* Goldfuss, 1826. Toutefois, en l'absence d'un travail systématique cohérent sur les Syringoporides, nous préférons adopter dans le présent article la nomenclature ouverte pour les espèces. Ce spécimen, noté *Syringopora* sp. A, a été récolté par J. ROMAN dans le Viséen supérieur (« V3bγ ») de la Montagne Noire. Il provient d'un olistolithe

de « Calcaire à *Productus* » emballé dans le flysch carbonifère qui affleure au pied des Louvières Hautes, sur la route de Neffiès à Vailhan (Hérault, France). Il est conservé au MNHN sous le numéro LP R54871, accompagné de deux lames minces et de six lames ultra-minces (PS 4782/1-6).

Pour obtenir confirmation de ces premières observations microstructurales, d'autres spécimens de *Syringopora* du Dinantien ont été examinés :

— *Syringopora* sp. B, du Calcaire d'Hastière, Tournaisien inférieur d'Engihoul (Belgique), collection SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, spécimen MNHN LP R54872, lames ultra-minces C810-C815 ;

— *Syringopora* sp. C, de la Formation d'Yvoir, Tournaisien supérieur de Spontin (Belgique), collection SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, spécimen MNHN LP R54873, lames ultra-minces C820-C826 ;

— *Syringopora* sp. D, du Dinantien de Sablé (Sarthe, France), spécimen MNHN LP R54876, lames ultra-minces C270-C275 ;

— *Syringopora* sp. D, du Dinantien de la carrière de Port-Etroit, près de Sablé (Sarthe, France), collection MICHELIN MNHN LP S11472, lames ultra-minces C840-C843 ;

— *Syringopora* sp. D, du Dinantien de Sablé (Sarthe, France), collection CHEUX, fonds ancien du Laboratoire de Géologie de l'Université de Paris, spécimen MNHN LP R54874, lames ultra-minces C860-C863 ;

— *Syringopora* sp. E, du Viséen supérieur de Visé (Belgique), spécimen MNHN LP R54875, lames ultra-minces C830-C831.

L'ensemble de ce matériel est conservé au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

MICROSTRUCTURE DE *Syringopora* sp. A
(Fig. 2, 3 ; pl. II, 1)

Grossissement moyen

Les premiers stades d'amincissement des lames, au voisinage de l'épaisseur « pétrographique », ont permis de mettre en évidence la répartition globale des biocristaux dans les murailles. Elle est illustrée par les figures 2 A et B.

A la périphérie du polypiérite se rencontrent des fibroïdes (LAFUSTE, 1981 : 275), d'abord verticaux, puis de plus en plus inclinés ; ils sont suivis par des fibres à bosselures classiques, de diamètre nettement plus réduit. Ces fibroïdes et fibres constituent une couche extérieure, généralement opaque en lame mince, qui est ce que les auteurs ont généralement considéré comme une épithèque. L'examen d'un bon nombre de genres de Tabulata à polypiérites phacelloïdes montre que cette interprétation, émise par analogie avec les Scléractiniaires, est erronée : en réalité, on doit regarder les biocristaux fibromorphes externes de *Syringopora* simplement comme le premier stade de sécrétion de la muraille ; ils sont de ce fait identiques aux éléments constitutifs des « lignes noires » du milieu des murailles, bien connues chez la plupart des Tabulata cérioïdes.

Ensuite, jusqu'à la limite de la cavité luminaire, le sclérenchyme est formé de biocristallites

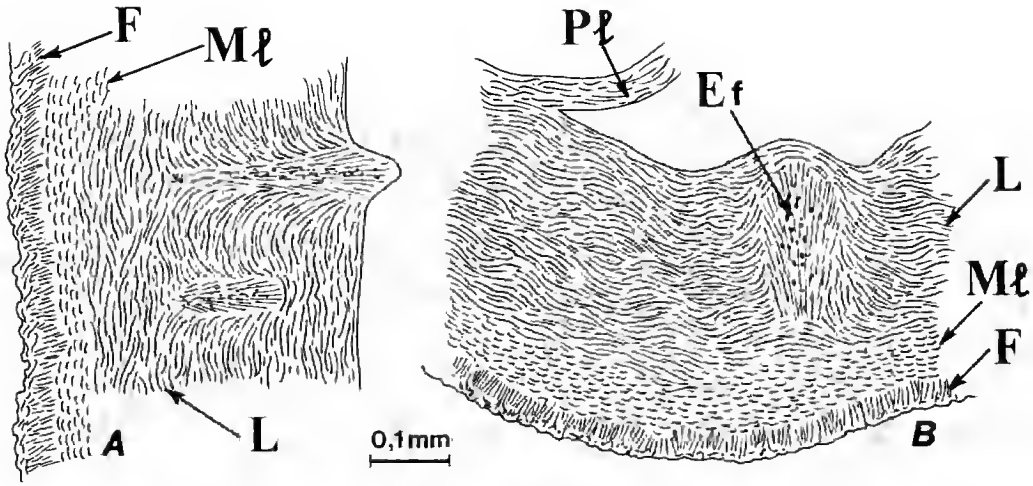


FIG. 2. — *Syringopora* sp. A, Visèen supérieur de Neffiès (Hérault, France), disposition générale des éléments microstructuraux : A, coupe longitudinale ; B, coupe transversale, MNHN LP R54871 (lames minces PS 4782/1-2). F = fibroïdes et fibres (peu différenciables à grossissement moyen) ; Ml = microlamelles ; L = lamelles onduleuses ; Pl = plancher lamellaire ; Ef = épine septale fibreuse.

Syringopora sp. A., *Upper Visean of Neffiès (Hérault, France), general disposition of microstructural elements : A, longitudinal section ; B, transverse section. F = fibres and fibroids (not distinct at this magnification) ; Ml = microlamellae ; L = ondulating lamellae ; Pl = lamellar tabula ; Ef = fibrous septal spine.*

appartenant tous au type « aplati ». Une première zone, relativement étroite, comporte des éléments courts, dont la morphologie globalement cupulaire est très souvent discernable. On peut donc, dès ce stade d'élaboration des lames, les considérer comme des microlamelles typiques (LAFUSTE, 1959). La deuxième zone est un manchon, plus largement développé, formé de biocristallites nettement plus allongés. Leur très fréquente ondulation et leurs abuttements angulaires notables sont tout à fait sensibles. C'est évidemment l'aspect lamellaire de cette partie du squelette, à la portée d'observateurs de bonnes lames minces, qui est à l'origine des opinions de nos prédécesseurs citées dans l'introduction de cette note.

Grossissement élevé

On sait que les biseaux périphériques des lames à deux faces polies (LFP) permettent d'obtenir une épaisseur de quelques micromètres. Ils permettent de ce fait la reconnaissance des caractères individuels des plages cristallines du sclérenchyme.

Coupe transversale

Au contact du sédiment encaissant le polypiérite se trouvent des éléments isodiamétraux assez irréguliers de contour correspondant aux sections des fibroïdes verticaux ; y font suite des plages de plus en plus allongées et de plus en plus étroites qui résultent du recoupement, de plus en plus oblique, de fibroïdes puis de fibres à bosselures. Ces dernières, dont l'étude n'entre pas

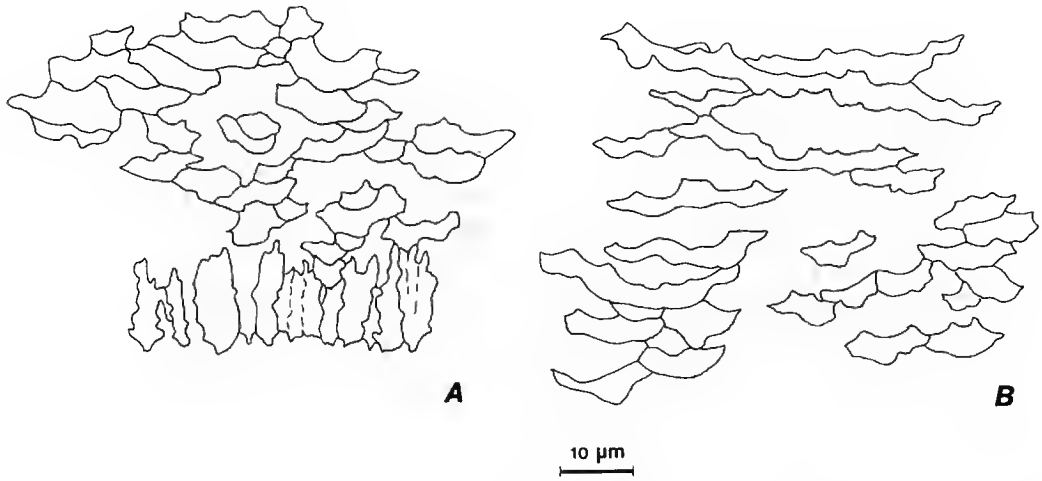


FIG. 3. — Morphologie des éléments microstructuraux de la paroi de *Syringopora* sp. A (Viséen supérieur de Neffiès) en section transversale (MNHN LP R54871, lame ultra-mince PS 4782/1) : A, succession fibres-microlamelles dans la partie externe de la muraille ; B, succession microlamelles-lamelles dans la partie interne de la muraille. Axe du polypiérite vers le haut.

Morphology of the microstructural components of the wall of Syringopora sp. A. *(Upper Visean of Neffiès) in transverse section. A, fibres-microlamellae succession in the external part of the wall ; B, microlamellae-lamellae succession in the internal part of the wall. Corallite axis upwards.*

dans le cadre de cette note, sont du type maintenant regardé comme classique chez les Tabulata (fig. 3 A, en bas).

Comme on l'a vu plus haut, la couche squelettique suivante est faite de microlamelles ; celles-ci ont une longueur moyenne de 13 à 15 µm, pour une épaisseur avoisinant 4 µm et une hauteur — du fait de leurs fréquentes courbures — de 5 à 7 µm. Une certaine partie d'entre elles est réellement monocupulaire, mais en général leurs limites supérieures se montrent constituées de 3 ou 4, et même de 5 ou 6, cupules élémentaires plus petites (fig. 3 A, en haut). Il est intéressant de souligner que les microlamelles de ce représentant de *Syringopora* sont tout à fait analogues à celles du genre *Parastriatopora* Sokolov, 1949, qui en est morphologiquement très différent (PLUSQUELLEC et TCHUDINOVA, 1977).

La couche interne, c'est-à-dire celle qui est sécrétée terminalement, est la plus développée. Elle résulte de l'empilement de lamelles. D'une épaisseur de 4 à 6 µm, donc de ce point de vue très voisines des microlamelles, ces dernières sont par contre beaucoup plus étendues, puisqu'elles présentent une longueur moyenne de 50 µm, pouvant atteindre 60 à 80 µm. Les dépressions cupuliformes qui marquent leurs surfaces sont d'extension extrêmement variable, allant de 2-3 µm à 8-10 µm et même quelquefois 12 à 15 µm (fig. 3 B, en haut).

Coupe longitudinale

Selon cette orientation de section du polypiérite, il a été noté plus haut que les biocristaux

du type « allongé » — fibroïdes et fibres à bosselures — sont recoupés suivant leur étirement. On constate qu'ils sont disposés en « demi-jet d'eau ».

Quant aux éléments cristallins du type « aplati », constitutifs des deux manchons coaxiaux de la muraille, rien ne permet de différencier leur aspect en coupe verticale de celui qu'ils ont en coupe horizontale. Cette constatation conduit à émettre une opinion sur leur morphologie spatiale réelle : les microlamelles peuvent être comparées à des sortes d'écuelles ou de capsules modérément gondolées ; les lamelles sont des objets beaucoup plus vastes, mais également isodiamétraux (en tous sens), souvent très gondolés. Pour ces deux types d'éléments, nous attirons l'attention sur le fait que si on leur suppose un axe fictif, celui-ci est horizontal et dirigé vers l'axe général, également fictif bien sûr, du polypiérite, qui est tubulaire.

Microstructure de quelques *Syringopora* des Ardennes et du Massif Armoricain
(Fig. 4, 5 ; pl. II, 2-3)

Pour acquérir la certitude que les caractéristiques microstructurales relevées chez le polypier de la Montagne Noire peuvent être généralisées, nous avons effectué des lames ultra-minces dans six représentants de *Syringopora* du Carbonifère inférieur de Belgique et du Massif Armoricain. La liste de ceux-ci a été donnée dans le paragraphe « matériel étudié ».

Toutes les particularités des biocristaux, tant morphologiques que dimensionnelles, exposées ci-dessus ont été retrouvées chez eux tous. Il ne faut pas manquer de préciser ici que ces diverses colonies proviennent de faciès sédimentaires fort variés : c'est bien là la garantie — qu'il peut être encore nécessaire d'apporter — que les caractéristiques du matériel calcitique des Tabulata sont intégralement liées au phénomène biosécréteur et sont peu sensibles aux diagenèses ultérieures. Rappelons ici que le très intéressant article récent de Rodriguez (1989) a montré la nature originelle des cristaux calcitiques lamellaires observés chez les coraux paléozoïques et leur indéniable intérêt pour la systématique.

Sur les quatre dessins de la figure 4, concernant les *Syringopora* de Sablé et de Visé, on constate que se retrouve dans tous ses détails la constitution du polypier de la Montagne Noire.

On notera que les planchers minces ou légèrement épaissis sont constitués de deux ou plusieurs couches de lamelles particulièrement rectilignes (fig. 5 A), par ailleurs semblables à celles du sclérenchyme, avec lequel les planchers apparaissent en continuité (fig. 2 : Pl).

Les épines septales fusiformes étroitement enrobées par le sclérenchyme (fig. 2 : Ef) présentent une constitution fibreuse ; leurs biocristaux sont en fait des fibres à bosselures (fig. 5 B) tout à fait typiques, telles qu'on les connaît chez de nombreux genres de Tabulés (Lafuste, 1986).

Compléments sur les lamelles
(Fig. 5)

Ce travail étant basé sur l'examen d'une bonne quantité de lames ultra-minces obtenues à partir de sclérenchyme d'excellente conservation, nous en profitons pour apporter des précisions sur certains caractères des biocristaux du type « lamelles », qui concernent leur mode

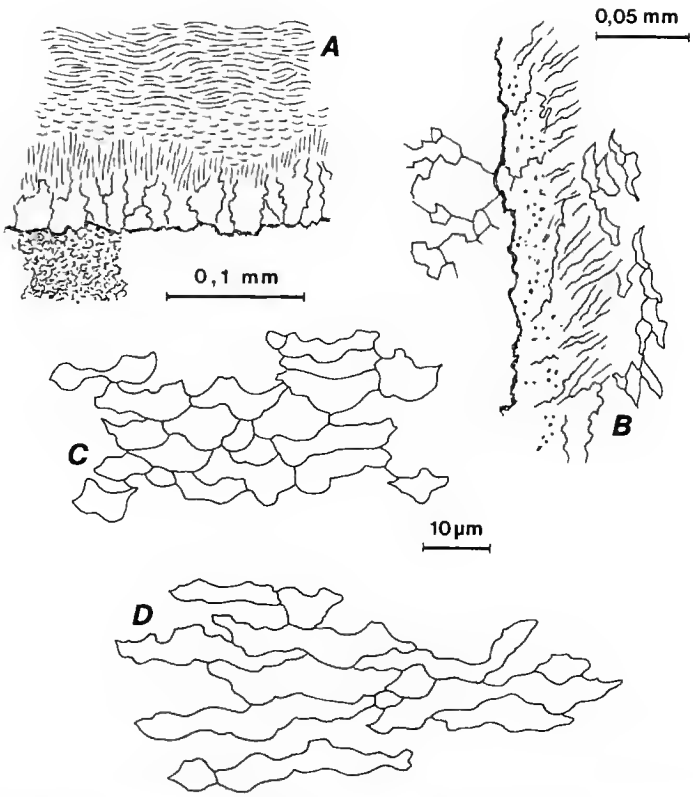


FIG. 4. — A-B : disposition des éléments microstructuraux chez *Syringopora* sp. D du Dinantien de Sablé (spécimen MNHN LP R54876) en sections transversale (A : lame ultra-mince C272) et longitudinale (B : lame ultra-mince C274). C-D : morphologie des biocristaux aplatis en section transversale chez *Syringopora* sp. E du Viséen supérieur de Visé (spécimen MNHN LP R54875) : microlamelles (C : lame ultra-mince C831) et lamelles (D : lame ultra-mince C830).

A-B : disposition of the microstructural elements in Syringopora sp. D *from the Dinantian of Sablé in transverse (A) and longitudinal (B) sections. C-D : morphology of the flattened biocrystals of Syringopora* sp. E *from the Upper Visean of Visé in transverse section : microlamellae (C) and lamellae (D).*

d'assemblage. Il existe des lamelles parfaitement planes (fig. 5 C) ; il peut donc se trouver des zones, réduites, où elles sont accolées tout à fait parallèlement entre elles. Celles de sections onduleuses (fig. 5 D) sont très nettement majoritaires. Qu'elles soient planes ou onduleuses, le mode d'association le plus caractéristique du sclérenchyme de type « lamellaire » est celui où se manifestent des abuttements angulaires très nets (fig. 5 E).

COMPARAISON AVEC D'AUTRES GENRES

Une variation de la taille et de la morphologie de biocristaux aplatis a été signalée

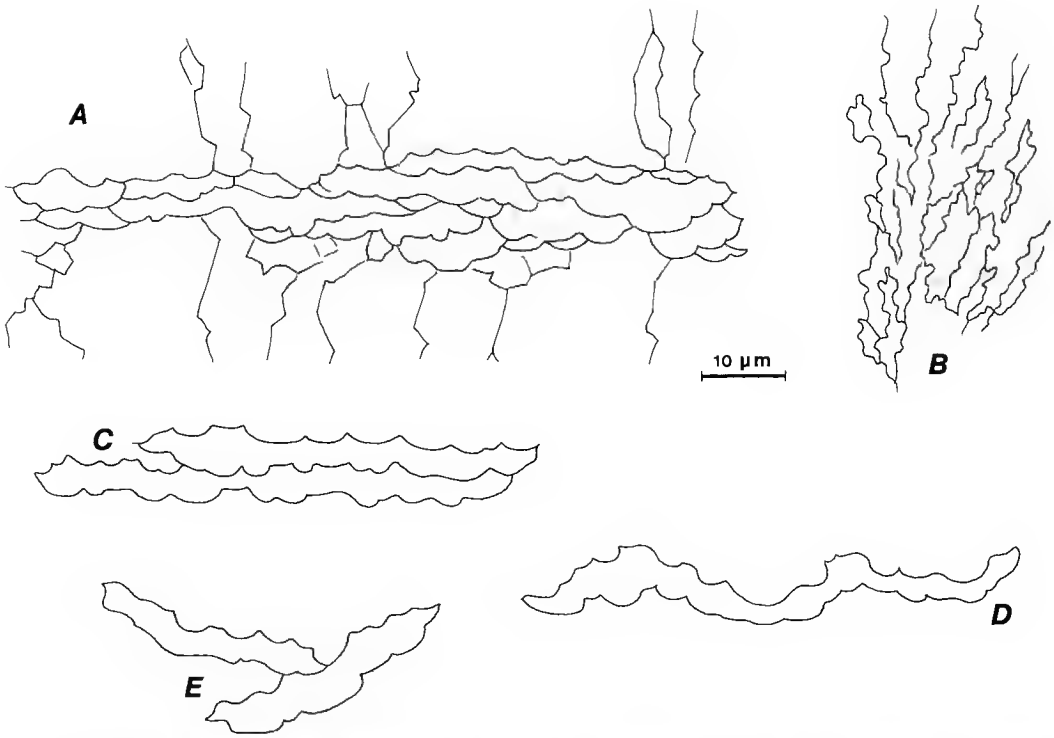


FIG. 5. — *Syringopora* sp. B, Tournaisien inférieur d'Engihoul (Belgique) (MNHN LP R54872) ; A, plancher en section longitudinale, constituè de lamelles planes et rectilignes (LFP C811) ; B, épine septale composée de fibres à bosselures (LFP C812) ; C, D, E (LFP C813), morphologie et disposition réciproque des éléments lamellaires : C, lamelles à section rectiligne ; D, lamelle onduleuse typique ; E, abuttement de lamelles sous un angle net. A-E, axe du polypiérite vers le haut.

Syringopora sp. B, *Lower Tournaisian of Engihoul (Belgium) : A, tabula in longitudinal section, composed of rectilinear lamellae ; B, septal spine constituted of embossed fibres ; C, D, E, morphology and relationship of lamellar elements : C, lamellae with rectilinear outline ; D, typical ondulating lamella ; E, discordant contact between lamellae. A-E, corallite axis upwards.*

récemment chez un représentant du genre *Parastriatopora* du Dévonien inférieur des Asturies. TOURNEUR et FERNANDEZ-MARTINEZ (1991 : fig. 13 a) ont en effet observé dans les planchers notablement épaissis qui caractérisent la partie périphérique des branches de ce genre, la succession d'éléments minces et allongés et d'autres, nettement plus courts et plus épais. Toutefois, ces deux types de biocristaux ont été considérés l'un et l'autre comme des microlamelles au sens strict.

Un travail sous presse (LAFUSTE *et al.*) illustre par ailleurs le passage de lamelles onduleuses à des microlamelles dans le sclérenchyme de formes attribuées provisoirement au genre *Ligulodictyum* Plusquellec, 1973, du Dévonien inférieur d'Espagne et d'Afrique du Nord. Ce changement de sécrétion d'un type lamellaire à un type microlamellaire a lieu assez brutalement.

Enfin, la révision du genre *Pachystriatopora* Le Maître, 1956 (MISTIAEN et TOURNEUR, en préparation) a révélé, dans les murailles de ce Tabulé branchu, la coexistence de microlamelles, toujours situées à proximité de la lame médiane des parois, et de lamelles, localisées en bordure des lumens.

Aussi, le passage, au cours de la sécrétion d'un élément squelettique, d'un type microlamellaire à un type lamellaire — ou l'inverse — peut être considéré comme un caractère relativement répandu chez des Tabulés de morphologie très diverse, puisqu'il se rencontre aussi bien chez des formes phacelloïdes que cérioïdes, branchues, discoïdes ou massives.

CONCLUSIONS

1. A la diagnose du genre *Syringopora*, dont on peut admettre que celle de HILL (1981 : F647) est satisfaisante sur le plan morphologique, il faut ajouter les données microstructurales suivantes, schématisées par la figure 6 : « sclérenchyme de la muraille composé d'une étroite zone externe de type fibreux, suivie d'une couche microlamellaire et terminée par un manchon de lamelles onduleuses ; planchers composés de lamelles onduleuses et épines septales de constitution fibreuse ».

2. La répartition des divers types de biocristaux de la muraille de *Syringopora* dépend d'un ordre régulier et constant, c'est-à-dire que leur « coexistence » ne signifie nullement « mélange ».

3. La mise en évidence de la succession microlamelles — lamelles onduleuses est un nouvel élément à prendre en considération dans les essais d'établissement des unités supra-spécifiques chez les Cœlentérés Tabulata. Elle a été repérée chez d'autres genres d'habitus varié.

4. Toute diagnose de genre chez les Tabulata doit donc comporter la caractérisation précise des biocristaux de leur squelette et de leur mode d'association. Le critère d' « homogénéité » de la microstructure des parois des Tabulata, symbolisé par l'emploi d'un seul adjectif pour la microstructure, apparaît de plus en plus comme dépassé par l'affinement des données disponibles.

5. Il convient de rappeler que chez les Cœlentérés Tetracorallia, l'association de biocristaux des types « petites lamelles rebroussantes » et « grandes lamelles » a été signalée par l'un de nous chez des représentants de plusieurs genres du Carbonifère inférieur du Sahara, en particulier des Axophyllidae : *Poreynia* Semenoff-Tian-Chansky, 1974 (241, fig. 93, Viséen supérieur), *Axophyllum pseudokirsopianum* Semenoff-Tian-Chansky, 1974 (220, fig. 83-85, Serpukhovien supérieur). On ne peut manquer de constater par là, une fois de plus, les rapports étroits qui existent entre les Tabulata et les Tetracorallia.

Remerciements

Le Pr. H. REMY (Univ. Bonn, Allemagne) nous a permis d'étudier le matériel original de G.A. GOLDFUSS dont il a la garde. M. J. ROMAN nous a transmis le spécimen de la Montagne Noire qui fut à l'origine de notre travail. MM. Y. PLUSQUELLEC et E. POTY ont relu et amélioré le texte. Qu'ils soient tous remerciés de leur aide.

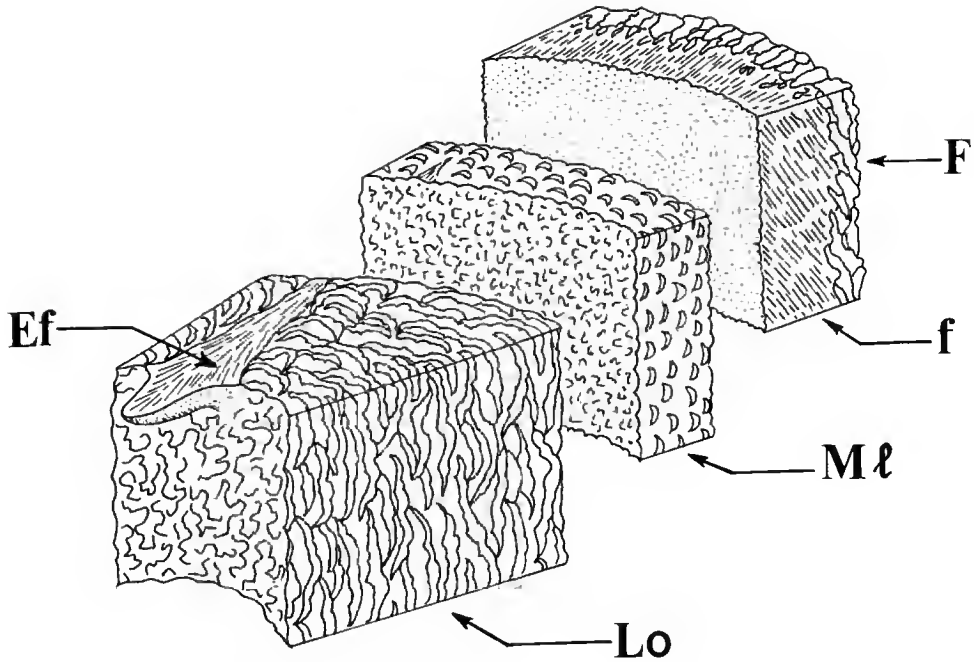


FIG. 6. — *Syringopora* Goldfuss, 1826 : représentation schématique de la répartition des biocristaux dans la muraille d'un polypiérite, à partir d'espèces du Carbonifère inférieur. F = fibroïdes de la couche la plus externe de la muraille, f = fibres à bosselures dirigées vers le lumen, Ml = microlamelles cupulaires du manchon intermédiaire, Lo = lamelles onduleuses du manchon circumluminaire interne, Ef = épine fibreuse.

Syringopora Goldfuss, 1826 : *sketch of the disposition of the biocrystals in the wall of a corallite, after several species from the Lower Carboniferous. F = fibroids of the most external layer of the wall, f = embossed fibres directed toward the lumen, Ml = cupular microlamellae of the intermediate layer, Lo = ondulating lamellae of the internal layer, Ef = fibrous spine.*

RÉFÉRENCES CITÉES

BROOD, C., 1978. — Skeletal structures of Silurian auloporid corals. *Geol. För. Stockh. Förh.*, **100** : 53-63, 9 fig.

DUBATOLOV, V.N., 1971. — Taxonomic significance of the skeletal parts of the Tabulata (en russe). *In* : V.N. DUBATOLOV (ed.), Tabulata and Heliolitida of the USSR. Pap. II All-Union Symp. fossil Corals USSR, **1** : 12-33, 16 fig., 12 pl.

GOLDFUSS, A., 1826 — Petrefacta Germaniae. 252 p. ; Düsseldorf.

HILL, D., 1981. — Part F. Supplement 1. Coelenterata-Tabulata. *In* : R.C. MOORE, R.A. ROBISON et C. TEICHERT (eds.), Treatise on Invertebrate Paleontology : F430-F669, fig. 284-462 ; Geol. Soc. America et Kansas Univ.

LAFUSTE, J., 1959. — Murailles à parois lamellaires chez certains Tabulés. *C. r. Séances Acad. Sci., Paris*, **248** : 2373-2375, 2 fig.

— 1970. — Lames ultra-minces à faces polies. Procédé et application à la microstructure des Madréporaires fossiles. *C. r. Acad. Sci., Paris*, D, **270** : 679-681, 1 fig., 1 pl.

— 1981. — Structure et microstructure de *Dendropora* Michelin 1846 (Tabulata, Dévonien). *Bull. Soc. géol. France*, (VII), **23** (3) : 271-277, 8 fig., 2 pl.

— 1986. — Polymorphisme des fibres du sclérenchyme chez les Tabulés (Cnidaria, Paléozoïque). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **302**, sér. II, 761-763, 8 fig.

LAFUSTE, J., Y. PLUSQUELLEC et F. SOTO (sous presse). — Coexistence de lamelles et de microlamelles dans le sclérenchyme de « *Ligulodictyum* » Plusquellec 1973 (Tabulata, Dévonien du Nord-Gondwana). *Courier Forsch.-Inst. Senckenb.*, 6 fig., 1 pl.

LECOMPTE, M., 1952. — Madréporaires paléozoïques. *In* : J. PIVETEAU (ed.), Traité de Paléontologie. Paris, Masson et Cie. **1** : 419-538, 75 fig.

MISTIAEN, B., 1988. — Tabulés Auloporida du Givetien et du Frasnien de Ferques (Boulonnais — France). *In* : D. BRICE (ed.), Le Dévonien de Ferques. Bas-Boulonnais (N. France). Biostratigraphie du Paléozoïque. **7** : 197-230, 25 fig., pl. 24-27.

NELSON, S.J., 1962. — Analysis of Mississippian *Syringopora* from the Southern Canadian Rocky Mountains. *J. Paleont.*, **36** : 442-460, 7 fig., pl. 71-75.

NICHOLSON, H.A., 1879. — On the structure and affinities of the « Tabulate corals » of the Palaeozoic period. Edinburgh-London. Blackwood and Sons, 342 p., 44 fig., 15 pl.

NOWINSKI, A., 1976. — Tabulata and Chaetetida from the Devonian and Carboniferous of Southern Poland. *Palaeont. polon.*, **35** : 125 p., 21 fig., 3 tabl., 27 pl.

PLUSQUELLEC, Y., et I. I. TCHUDINOVA, 1977. — The microstructure of *Parastriatopora* Sokolov, 1949 (Siluro-Devonian Tabulata). *Ann. Soc. géol. Nord*, **97** : 127-130, 2 fig., 1 pl.

RODRIGUEZ, S., 1989. — Lamellar microstructure in Palaeozoic corals : origin and use in taxonomy. *Mem. Ass. Australas. Palaeontols*, **8** : 157-168, 5 fig.

SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, P., 1974. — Recherches sur les Tétracoralliaires du Carbonifère du Sahara occidental. CNRS, Centres Recherches Zones Arides, sér. Géol., **21** : 316 p., 100 fig., 4 tabl., 76 pl.

SOKOLOV, B.S., 1955. — Palaeozoic Tabulata of the european part of USSR (en russe). *Tr. Vses. Neft. Nauchno-Issled. Geol.-Razved. Inst. (VNIGRI)*, n. s., **85** : 527 p., 82 fig., 90 pl.

STRUVE, A., 1898. — Ein Beitrag zur Kenntnis des festen Gerüstes der Steinkorallen. *Russ.-Kais. Mineral. Ges. Verh.*, Ser. 2, **35** : 43-115, pl. 2-7.

TCHUDINOVA, I.I., 1986. — Composition, systématique et phylogénie des coraux fossiles de l'ordre des Syringoporida (en russe). *Trudy paleont. Inst.*, Akad. Nauk SSSR, **216** : 205 p., 70 fig., 4 tabl., 32 pl.

TOURNEUR, F., R. CONIL et E. POTY, 1989. — Données préliminaires sur les Tabulés et les Chaetétidés du Dinantien de la Belgique. *Bull. Soc. belge Géol.*, **98** : 401-442, 1 tabl., 12 pl.

TOURNEUR, F., et E. FERNANDEZ-MARTINEZ, 1991. — *Parastriatopora cantabrica*, nueva especie de Tabulado del Devonico Inferior (Emsiense) de la Cordillera Cantabrica (NO de Espana). *Rev. espan. Paleont.*, **6** (1) : 3-19, 14 fig., 3 pl.

YANET, F.E., 1971. — Microstructural peculiarities in Silurian and Devonian Tabulata of the Urals (en russe). *In* : V.N. DUBATOLOV (ed.), Tabulata and Heliolitida of the USSR. Pap. II All-Union Symp. fossil Corals USSR, **1** : 46-55, 2 fig., 1 tabl., pl. XVII-XVIII.

WANG, H.Z., X.Y. HE, J.Q. CHEN *et al.*, 1989. — Classification, evolution and biogeography of the Palaeozoic corals of China. Beijing, Science Press. 391 p., 43 fig., 67 tabl., 81 pl. (en chinois).

WILMORE, A., 1910. — On the Carboniferous Limestone south of the Craven Fault with note on the genus *Syringopora*. *Q. J. geol. Soc. London*, **66** : 539-585, pl. 38-41.

PLANCHE 1

Syringopora ramulosa Goldfuss, 1826, Dolomies de la Vesdre, probablement Viséen inférieur ; Olne près de Limbourg, dans le Massif de la Vesdre (est de la Belgique).

1 — Holotype figuré par GOLDFUSS (1826 : pl. 25, fig. 7a). Collection G.A. GOLDFUSS GP1Bo 251, Université de Bonn, Allemagne. Vue d'ensemble du fragment de colonie, constituée de tubes légèrement divergents, d'un diamètre voisin de 2,5 mm, écartés de 2 à 3 mm et unis par des tubules de connexion assez abondants, espacés de 5 mm en moyenne (× 1).

2-3 — Topotype, collection G. DEWALQUE, Université catholique de Louvain, Belgique. Sections transversale (2) (× 3) et longitudinale (3) (× 5). La silicification intense oblitère fortement les structures. On peut toutefois observer les caractères internes typiques du genre : parois minces, planchers nombreux et infundibuliformes autour d'un syrinx subaxial, épines fréquentes, fusiformes, fichées dans les parois ou reposant sur les planchers. La microstructure est complètement détruite par la silicification.

Vesdre Dolomites, probably Lower Visean ; Olne near Limbourg, in the Vesdre Massif (Eastern Massif).

1 — *Holotype, figured by G.A. Goldfuss (1826 : pl. 25, fig. 7o). Globol view of o frogment of colony, composed of slightly divergent tubes, with a diameter close to 2.5 mm and a spacing of 2 to 3 mm, connected by foirly numerous transverse tubules, with o mean spacing of 5 mm (× 1).*

2-3 — *Topotype, transverse (2) (× 3) ond longitudinol (3) (× 5) sections. The intensive silicificotion destroyed the structures. However the internal characters of the genus are still perceptible : thin walls, tabulae abundant and infundibuliform oround o suboxiol syrinx, numerous spindle-shaped spines, inserted in the wolls or resting on the tobuloe. The microstructure has been completely destroyed by the silicificotion.*

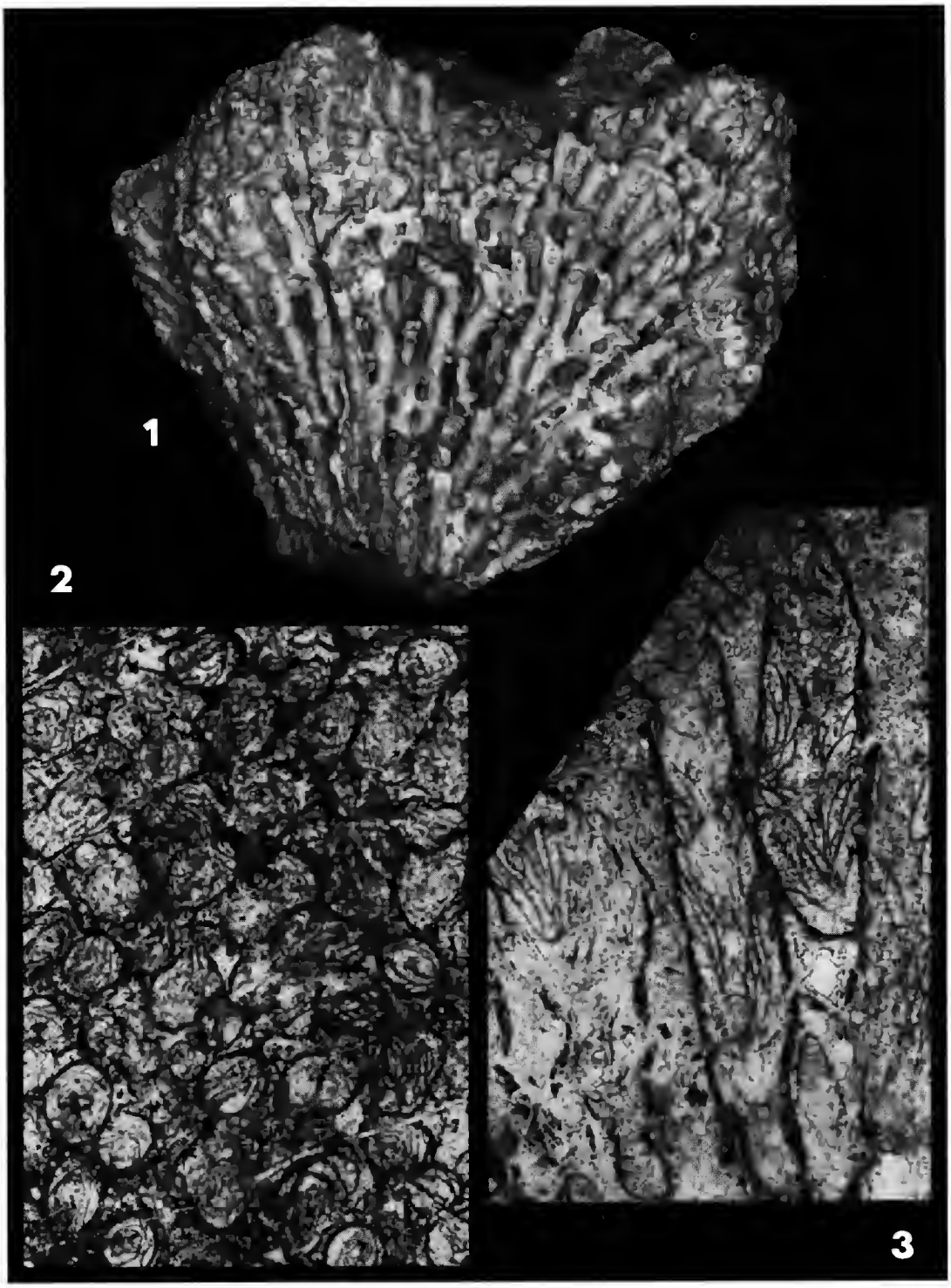


PLANCHE I

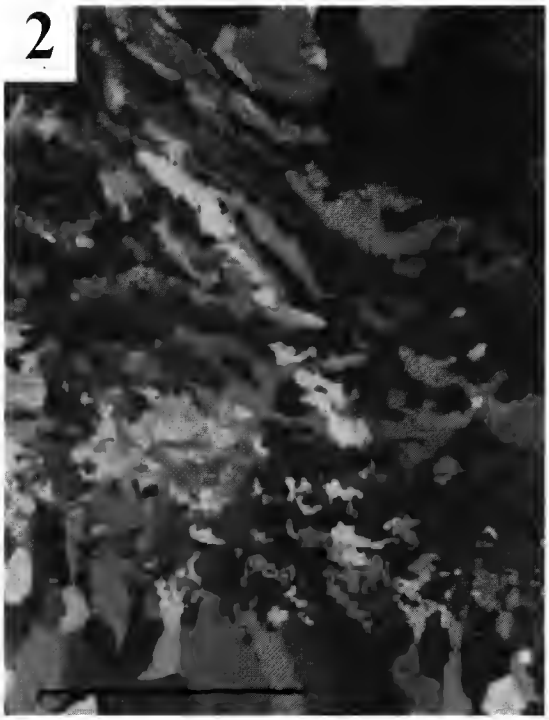
PLANCHE II

1 — *Syringopora* sp. A, Viséen supérieur de Neffiès (Hérault, France), MNHN LP R54871 (LFP PS 4782/4).
2 — *Syringopora* sp. B, Tournaisien inférieur d'Engihoul (Belgique), MNHN LP R54872 (LFP C811).
3 — *Syringopora* sp. D, Dinantien de Sablé (Sarthe, France), MNHN LP S11472 (LFP C840).

Les trois microphotographies montrent, de l'extérieur des parois vers l'intérieur du polypiérite, des microlamelles cupulaires courtes, suivies de lamelles onduleuses de grande taille. L'orientation de la concavité des cupules des biocristaux indique le sens de sécrétion (vers le haut) du sclérenchyme. Les traits représentent 100 micromètres.

1 — *Syringopora* sp. A, *Upper Visean of Neffiès (Hérault, France).*
2 — *Syringopora* sp. B, *Lower Tournaisian of Engihoul (Belgium).*
3 — *Syringopora* sp. D, *Dinantian of Sablé (Sarthe, France).*

The three microphotographs show the succession from the short microlamellae of the external layer to the long undulating lamellae. The orientation of the cupular concavities indicates the direction of secretion of the sclerenchyme (upwards). The scales represent 100 micrometers.



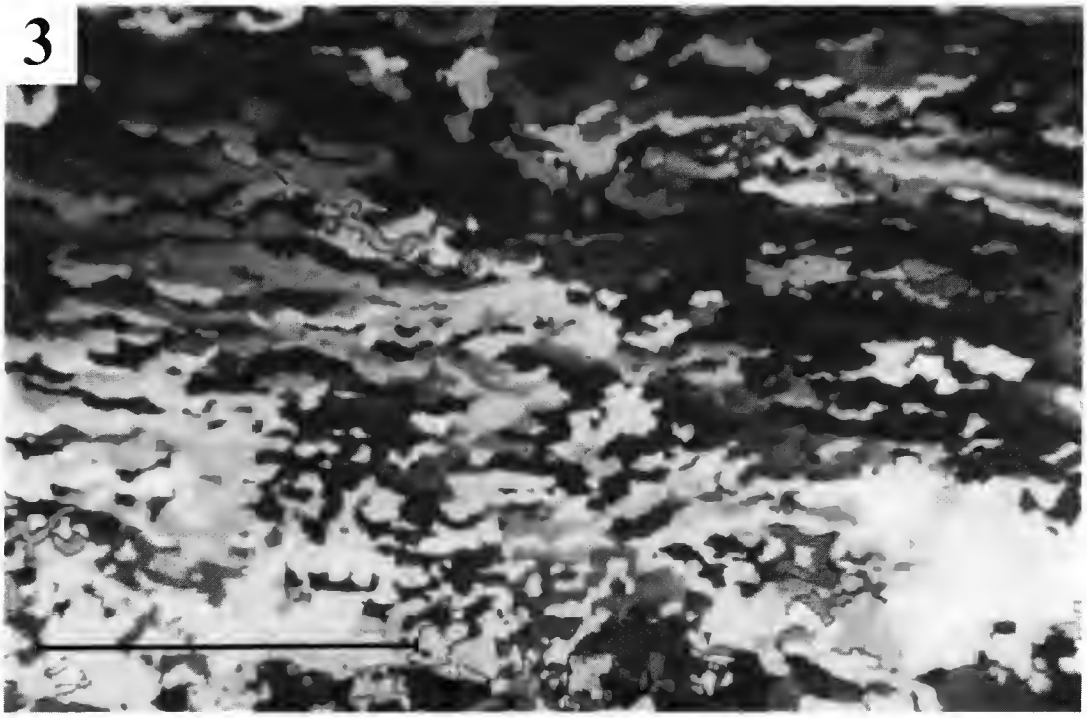


PLANCHE II

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section C, nos 3-4 : 267-273.

Réexamen de l'holotype de *Pentaceros dilatatus* Meunier, 1906 [= *Nymphaster obtusus* (Forbes, 1848)], Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata), Crétacé supérieur du Bassin de Paris

par Gérard Breton

Résumé. — L'holotype de *Pentaceros dilatatus* Meunier, 1906, récemment retrouvé dans les collections du Laboratoire de Géologie du Muséum national d'Histoire naturelle, provient du Turonien ou du Sénonien de Fontaine-Simon (Eure-et-Loir). Il se présente sous la forme d'un moule externe dans un silex. L'étude des empreintes en élastomère prises sous vide confirme que ce spécimen doit être assigné à l'espèce *Nymphaster obtusus* (Forbes, 1848), Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) peu fréquent du Crétacé supérieur. Le spécimen est l'un des plus complets connus.

Mots-clés. — Asteroidea, Echinodermata, Turonien ou Sénonien, Bassin Parisien, holotype, révision, moulage.

Abstract. — The holotype of *Pentaceros dilatatus* Meunier, 1906 recently found again in the collection of the Laboratoire de Géologie (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), comes from the Turonian or the Senonian of Fontaine-Simon (Eure-et-Loir). It is preserved as an external mould in a flint. Silastene prints have been made under vacuum. Their study confirms that this specimen belongs to the species *Nymphaster obtusus* (Forbes, 1848), which is an uncommon Upper Cretaceous species of Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata). The specimen is one of the most complete known.

Key-words. — Asteroidea, Echinodermata, Turonian or Senonian, Bassin Parisien, holotype, revision, casting.

G. Breton, *Muséum d'Histoire naturelle, place du Vieux-Marché, 76600 Le Havre.*

Introduction

Stanislas Meunier (1906 : 117-118) décrit sommairement et figure « un fragment de silex sur lequel se présente une belle empreinte d'étoile de mer. Ce silex gisait, à Fontaine-Saint-Simon (Eure-et-Loir), dans des argiles [à silex] ... ». Il nomme *Pentaceros dilatatus* l'espèce qu'il croit nouvelle et précise que le spécimen vient enrichir la collection de Géologie du Muséum.

L'holotype, récemment retrouvé dans les collections du Laboratoire de Géologie du Muséum national d'Histoire naturelle, a pu être étudié à nouveau.

Matériel, méthodes et terminologie

Le spécimen se présente sous la forme d'un moule externe dans un silex. Y étaient associés :

— un fragment d'empreinte en gutta-percha, témoignant d'essais de moulage par S. Meunier probablement ;

— l'étiquette originale : « *Pentaceros dilatatus* St. Meunier. Sénonien. Argile à Silex de Fontaine-Simon près de Mesnue [Eure-et-Loir]. A 108. Type (le Naturaliste, 1906) ». Mesnue est sans doute une graphie approximative pour les Menus [= Les Mesnus] (Orne), quelques kilomètres à l'ouest de Fontaine-Simon.

Les plus hauts niveaux crétacés non décalcifiés affleurant aux environs du lieu de récolte sont datés du Cénomanien supérieur. Le silex dans lequel l'astéride étudié s'est trouvé fossilisé est donc hérité de niveaux de craie turonienne ou sénonienne : il semble impossible d'être plus précis.

Le spécimen, en tant que moule externe, se prête très mal à une étude morphologique. Des empreintes en élastomère (Silastène RTV 700 avec catalyseur Beta 5) ont été prises sous vide (Breton & Hauchecorne, 1981). Les descriptions suivantes et les illustrations sont celles de ces empreintes qui restituent les volumes originaux du squelette de l'animal.

Dans la famille des Goniasteridae, le disque et les bras sont bordés d'une double rangée de plaques marginales : supéromarginales en face abactinale, inféromarginales en face actinale, en nombre égal, respectivement abrégées Sup M et Inf M et numérotées de 1 à n depuis l'interradius jusqu'au radius. La face externe des marginales ou des autres plaques porte des ponctuations dans lesquelles s'inséraient de petites épines ou de petits granules. Nous les avons nommées « fossettes à épines » (abréviation : f.a.e.), traduction littérale des termes descriptifs anglais (spine-pits) ou allemand (Stachelgrübchen). La longueur (L) d'une marginale est la dimension mesurée selon l'axe parallèle à l'allongement du bras (ou au bord du disque) ; la hauteur (h) est la dimension mesurée selon l'axe actino-abactinal et la largeur (l) est la dimension mesurée selon l'axe orthogonal aux deux autres, c'est souvent la plus grande des trois dimensions. Les autres éléments du squelette sont les suivants : en face abactinale : plaques abactinales et madréporite ; en face actinale : plaques ambulacraires et adambulacraires dans la gouttière ambulacraire, puis actinolatérales entre cette gouttière et les marginales. R désigne le rayon radial (centre du disque — extrémité du bras), r le rayon interradial (centre du disque — bord du disque). La terminologie anatomique appliquée à la description et à l'orientation du squelette des astérides est celle de Breton (1992 : 31-50).

L'holotype et une empreinte en élastomère sont conservés au Laboratoire de Géologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) ; les autres empreintes sont conservées au Muséum d'Histoire naturelle du Havre sous l'index MHNH 8608.

Historique

Spencer (1907 : 110) a pu examiner une empreinte en plâtre, offerte au British Museum (Nat. Hist.) E. 13075, puis l'original qui « montre une empreinte bien préservée de la surface

abactinale ». Il précise justement que le spécimen ne peut pas être placé dans le genre *Pentaceros*, mais que sa morphologie, ses dimensions et son ornementation lui permettent de l'assigner à l'espèce *Pentagonaster obtusus* décrite par FORBES (1848).

L'holotype de *Pentaceros dilatatus* Meunier, 1906 ne sera plus cité lors des révisions ultérieures de l'espèce *Pentagonaster obtusus* : ni par SPENCER (1913 : 121) qui place le taxon dans un genre qu'il vient de créer (*Crateraster obtusus*) d'une manière assez peu logique compte tenu des différences de morphologie et d'ornementation ; ni par SCHULZ & WEITSCHAT (1981 : 40) : *Calliderma obtusa* (Forbes, 1848) est redécrite et plusieurs spécimens sont figurés ; ni par GALE (1987 : 155) qui précise justement la position générique du taxon : *Nymphaster obtusus* (Forbes, 1848).

BRETON (1987 : 11) évoque le spécimen de Fontaine-Simon pour le comparer à un spécimen de *Nymphaster* aff. *coombii* (Forbes, 1848) provenant justement d'un silex de l'Argile à silex d'Eure-et-Loir.

Aucun des trois derniers auteurs n'avait pu voir le type de *Pentaceros dilatatus*, qui a été récemment repéré par A. GALOYER dans la collection où il était conservé.

DESCRIPTION

Le plan recoupé par la surface du silex est le plan abactinal au niveau des bras, le plan profond et la surface du disque révélés par l'empreinte en élastomère sont actinaux : l'empreinte en élastomère présente donc sa face actinale à l'observateur.

La conservation générale est excellente (fig. 1 ; pl. 1, 1). Peu d'éléments squelettiques sont déplacés. Ils ont, en majorité, conservé leurs relations anatomiques relatives. Certains sont affectés d'un glissement ou d'une rotation tout à fait limités. L'animal a néanmoins été fort probablement fossilisé face abactinale vers le haut, c'est-à-dire retourné par rapport à sa position de vie. En effet, c'est le plancher actinal qui s'est affaissé post-mortem sur la paroi abactinale et non l'inverse. Il semble qu'ensuite aucun facteur de perturbation du squelette comme un fouisseur agissant passivement ou un nécrophage actif (BRETON, 1992) ne soit intervenu. De plus, le développement de silice au contact du stéréome ou lors de la dissolution de la calcite du squelette, qui vient parfois altérer la fidélité de la conservation de l'ornementation, ne s'est pas ou guère produit ici : la conservation du détail de l'ornementation est également excellente.

La forme générale est étoilée (Astropectinoïde *sensu* Blake, 1989) avec un disque relativement grand et des bras nettement en massue. On compte 12 à 13 paires de marginales de l'interradius au radius. Il y en avait peut-être 14 ou 15, les extrémités des bras n'étant pas conservées.

Les supéromarginales entrent en contact dans le bras à partir de Sup M6. Elles sont exactement opposées aux inféromarginales dans le disque, mais alternent avec à partir de la Sup M8 ou 9, c'est-à-dire dans la partie enflée du bras. Sup M1 à 3 ont des faces latérales parallèles, Sup M4 et 5 des faces latérales convergentes. Ces marginales cunéiformes sont caractéristiques des espèces crétacées de *Nymphaster* placées jadis dans le genre *Chomataster* (SCHULZ & WEITSCHAT, 1975). Par contre, les marginales à partir de Sup M6-Inf M6, en particulier dans le renflement du bras, conservent des faces latérales parallèles. Le renflement est dû à une augmentation de largeur maximale vers Inf M9 ou 10 (BLAKE, 1976). Les

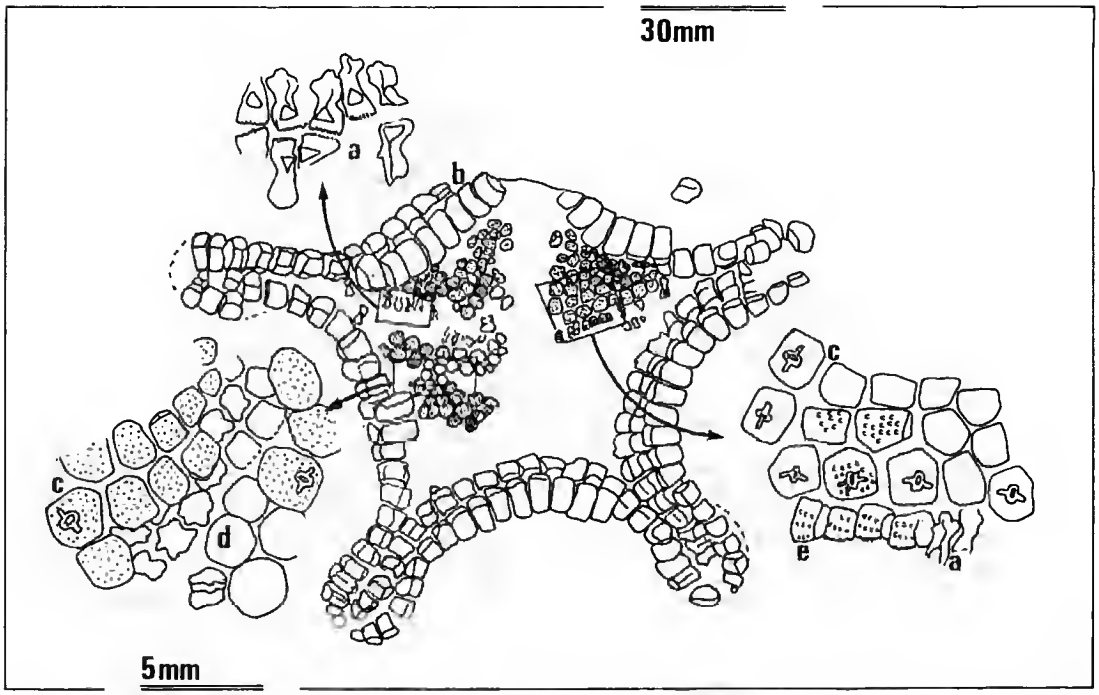


FIG. 1. — *Nymphaster obtusus* (Forbes, 1848), holotype de *Pentaceros dilatatus* Meunier, 1906, en vue actinale. Plaques squelettiques : a, ambulacraires ; b, marginales ; c, actinolatérales (en pointillé) ; d, abactinales (en clair) ; e, adambulacraires.

Dessin central : échelle 30 mm ; dessins de détails : échelle 5 mm.

supéromarginales sont moins larges que les inféromarginales homologues, en particulier au niveau du renflement du bras où les marginales de l'une et l'autre série sont aussi hautes que larges.

Aucune face abactinale de supéromarginale n'affleure. Il semble cependant qu'il y ait une démarcation brutale entre cette face et la face abradiale des supéromarginales du disque : la face abradiale est verticale, le profil est donc busqué (BRETON, 1988, 1992). Au niveau du renflement du bras, la face abradiale reste verticale, mais la face abactinale est inclinée à 45°. Les inféromarginales du disque (pl. I, 2) ont une face abradiale verticale et une face actinale horizontale, mais la transition entre les deux est plus progressive que chez les supéromarginales homologues. La face actinale est peu bombée. Les inféromarginales du renflement du bras, hautes, étroites, de profil régulièrement convexe, ont une face externe non bombée. La face externe des marginales est ornementée de f.a.e. fines, serrées et régulières à l'exception de quelques f.a.e. beaucoup plus importantes et dans lesquelles pouvaient s'insérer de petites épines. Ces f.a.e. plus importantes sont en particulier réparties, à raison de une à deux par marginale, sur le pli à la limite face abactinale-face abradiale des supéromarginales. Il pouvait en exister sur le reste de la face abactinale, partout invisible sur le spécimen étudié. Les inféromarginales ne semblent pas porter de telles f.a.e. plus développées, à l'exception d'une, douteuse, sur une Inf M12.

Les arêtes limitant la face externe et les faces latérales des marginales sont creusées d'une sorte de chanfrein ou de sillon développé sur la face latérale; les f.a.e. sont réparties jusqu'au bord de la face externe. Les alvéoles de pédicellaires sont toutes du type ovale-ailé (SCHULZ & WEITSCHAT, 1975; BRETON, 1992). On en trouve une par inféromarginale du disque, centrée sur la face externe, à proximité de l'arête intermarginale. Il en apparaît dans la même position sur quelques supéromarginales du disque. Aucune n'est visible sur les marginales du bras.

Les abactinales affleurent ça et là entre les plaques de la paroi actinale. On ne peut en décrire que la face actinale. A la base du bras, elles sont petites et ont une extrémité actinale à 4, 5 ou 6 lobes. Plus vers le centre du disque et en position interradiale, elles deviennent polygonales, puis rondes, de plus grande taille. Une abactinale radiale, légèrement basculée, montre une hauteur faible. Les actinolatérales sont petites, polygonales. Leur face externe est ornementée de f.a.e. et celles qui jouxtent la gouttière ambulacraire portent l'alvéole ovale-ailée d'un pédicellaire (pl. I, 3).

Les adambulacraires sont de petite taille : on en compte deux par actinolatérale dans le disque. Trois rangées portent respectivement quatre (?), quatre et cinq épines adambulacraires, cette dernière rangée étant la plus adradiale. Les ambulacraires sont petites, assez trapues, relativement hautes, droites, avec environ huit dents à l'extrémité adradiale oblique. Les orales, odontophores et terminales ne sont pas visibles.

Les dimensions suivantes, exprimées en millimètres, sont mesurées sur l'empreinte en élastomère, donc avec une certaine imprécision. L : longueur; l : largeur; h : hauteur.
R : rayon radial = 44 mm; r : rayon interradial = 23 mm.

	L	l	h (approx.)
Sup M2	2,6	4,3	—
Sup M7	2,5	3,2	—
Sup M9	2,4	4,2	—
Inf M1	2,8	5,3	4
Inf M4	2,9	4,5	4
Inf M7	3,0	3,0	3
Adambulacraire moyenne	1,0	1,5	—
Ambulacraire moyenne	0,8	2,5	—
Actinolatérale	1 à 2,5		
Abactinale	1,5 à 3		

Il y a environ 20 f.a.e./mm² sur la face externe des Inf M interradiales.

CONCLUSIONS

Peu de spécimens de *Nymphaster obtusus* (Forbes, 1848) sont connus (SCHULZ & WEITSCHAT, 1975; GALE, 1987). Il semble cependant que cette espèce qui perdure du Turonien moyen au Campanien inférieur soit peu variable. On retrouve dans le spécimen étudié ici les caractères cardinaux de l'espèce. Les bras enflés à l'extrémité constituent un trait morphologique original à l'intérieur du genre (et même de la famille) dont la signification morphofonctionnelle n'est pas claire. La présence, sur un fond de f.a.e. de petite taille, de grandes f.a.e. en

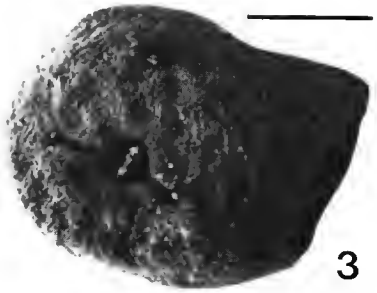


PLANCHE I

Nymphaster obtusus (Forbes, 1848), holotype de *Pentaceros dilatatus* Meunier, 1906 : 1, empreinte en Silastène du moule externe original (spécimen MHNH 8608), en vue actinale (échelle = 5 cm) ; 2, inféromarginale I du même spécimen, en vue actinale, adradial à gauche (noter le chanfrein en limite de la face actinale, plus visible en haut, et les f.a.e. ornementant la face actinale) (cliché MEB ; échelle = 1 mm) ; 3, actinolatérale × 2 par rapport à la figure 2 (noter les f.a.e. et l'alvéole d'un pédicellaire) (cliché MEB ; échelle = 1 mm).

particulier sur les supéromarginales est aussi un caractère de *N. obtusus* que l'espèce partage avec quelques autres espèces de la lignée.

L'holotype de *Pentaceros dilatatus* Meunier, 1906 entre donc bien dans le spectre de variation de *Nymphaster obtusus* (Forbes, 1848), dont il constitue certainement un des spécimens les plus complets connus.

Remerciements

M. François FROHLICH m'a permis d'accéder au spécimen étudié qui avait été repéré par M. Alain GALOYER dans les collections du Laboratoire de Géologie du Muséum national d'Histoire naturelle. M. Rémi COUSIN a réalisé les moulages sous vide et M. Alain HAVARD les photographies : je remercie très sincèrement chacun de son aide.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BLAKE, D. B., 1976. — Sea star ossicle morphology : taxonomic implications. *Thalassia jugosl.*, **12** (1) : 21-29.

— 1989. — Asteroidea : Functionnal morphology, classification and phylogeny. *In* : M. JANGOUX & J. M. LAWRENCE (Eds.), Echinoderm Studies, vol. 3, Balkema, Rotterdam, p. 179-223.

BRETON, G., 1987. — *Metopaster uncatus* et *Chomataster* aff. *coombii* : deux spécimens bien conservés de Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) du Sénonien d'Eure-et-Loir. *Bull. Soc. Amis Mus. de Chartres et Naturalistes d'Eure-et-Loir*, **7** : 6-14.

— 1988. — Description d'espèces nouvelles de Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) du Crétacé de France. *Bull. trimest. Soc. géol. Normandie et Amis Mus. du Havre*, **75** (1) : 9-40.

— 1992. — Les Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) jurassiques et crétacés de France : taphonomie, systématique, biostratigraphie, paléogéographie, évolution. Thèse de Doctorat d'Etat Sciences. Université de Caen (1990). Fasc. hors série du *Bull. trimest. Soc. géol. Normandie et Amis Mus. du Havre*, 590 p., 48 pl.

BRETON, G., & J. P. HAUCHECORNE, 1981. — Les techniques de moulage en géologie et en archéologie basées sur l'emploi du Silastène. *Bull. liaison Mus. Hist. nat.*, **48** : 32-37.

FORBES, E., 1848. — On the Asteriadae found fossil in British strata. *Mem. geol. Surv. G. B.*, **2** (2) : 457-482.

GALE, A. S., 1987. — Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) from the late Cretaceous of north-west Europe. 2. The genera *Calliderma*, *Crateraster*, *Nymphaster* and *Chomatoster*. *Mesozoic Res.*, **1** (4) : 151-156.

MEUNIER, S., 1906. — *Pentaceros* nouveau. *Le Naturaliste*, **2** (20) : 117-118.

SCHULZ, M. G., & W. WEITSCHAT, 1975. — Phylogenie und Stratigraphie der Asteroideen der nordwestdeutschen Schreibkreide. Teil I : *Metopaster/Recurvaster* und *Calliderma/Chomataster* Gruppe. *Mitt. geol. Paläont. Inst. Univ. Hamb.*, **44** : 249-284.

SCHULZ, M. C., & W. WEITSCHAT, 1981. — Phylogenie und Stratigraphie der Asteroideen der nordwestdeutschen Schreibkreide. Teil II : *Crateraster/Teichaster* Gruppe und Gattung *Ophryaster*. *Mitt. geol. Paläont. Inst. Univ. Hamb.*, **51** : 27-42.

SPENCER, W. K., 1907. — A monograph on the British fossil Echinodermata from the Cretaceous formations. Vol. 2 : The Asteroidea and Ophiuroidea. *Palaeontogr. Soc.* (*Monogr.*), part 4 : 91-132.

— 1913. — The Evolution of Cretaceous Asteroidea. *Phil. Trans. R. Soc., London*, B, **204** : 99-177.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section C, nos 3-4 : 275-287.

Essai de révision des Berytidae fossiles (Heteroptera, Pentatomorpha)

par André NEL

Résumé. — Nous décrivons une nouvelle espèce de Berytidae fossile de l'Oligocène terminal d'Aix-en-Provence : *Neides* (?) *oligocenicus* n. sp. Après révision des autres Berytidae fossiles, *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* (Théobald, 1937) et *Berytopsis femoralis* Heer, 1853 s'avèrent n'être que des Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat. *Berytinus* cf. *minor* Herrich-Schaeffer, 1835 (sensu Riou, 1988) ne peut être considéré pour l'instant que comme Berytidae *incertae sedis* nov. stat. Les Berytidae fossiles s'avèrent très rares et très mal connus.

Abstract. — We describe a new species of Berytidae from the Oligocene of Aix-en-Provence : *Neides* (?) *oligocenicus* n. sp. After the revision of the other fossil Berytidae, *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* (Théobald, 1937) and *Berytopsis femoralis* Heer, 1853 are in fact only Heteroptera family *incertae sedis* nov. stat. *Berytinus* cf. *minor* Herrich-Schaeffer, 1835 (sensu Riou, 1988) must be considered as a Berytidae *incertae sedis* nov. stat.

Mots-clefs. — Heteroptera, Berytidae, fossiles, Aix-en-Provence, Oligocène, Miocène, *Neides* (?) *oligocenicus* n. sp., *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* (Théobald, 1937) (= Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat.), *Berytopsis femoralis* Heer, 1853 (= Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat.), *Berytinus* cf. *minor* Herrich-Schaeffer, 1835 (sensu Riou, 1988) (= Berytidae *incertae sedis* nov. stat.).

A. NEL, *8, avenue Gassion, 13600 La Ciotat, France.*

Les Berytidae sont des Heteroptera particulièrement rares à l'état fossile puisque seulement trois ou quatre espèces sont, à notre connaissance, théoriquement connues dans le Cénozoïque. HEER (1853) a décrit *Berytopsis femoralis* [Miocène inférieur d'Œningen (Allemagne)], THÉOBALD (1937) *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* [Oligocène supérieur et terminal de Céreste (Vaucluse, France) et d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, France)] et RIOU (1988) *Berytinus* cf. *minor* Herrich-Schaeffer, 1835 (espèce actuelle) dans le Miocène supérieur de la Montagne d'Andance (Ardèche, France). Aucun représentant des Berytidae fossiles n'est connu de très riches gisements du Cénozoïque néarctique (WILSON, 1978).

LUTZ (1984) signale treize spécimens attribuables aux Berytidae dans l'Oligocène supérieur de Céreste (Vaucluse, France). Le statut de ces fossiles non décrits demeure incertain.

Enfin, SPAHR (1988) indique que MENGE (1856 : 20), HANDLIRSCH (1925 : 277) (« 1 Art *Berytus* Fabr. aus dem baltischen Bernsteine. »), BACHOFEN-ECHT (1949 : 172) et BEKKER-MIGDISOVA (1962 : 223) [« *Berytinus* sp. Menge, 1856... »] ont signalé l'existence de Berytidae fossiles dans l'ambre de la Baltique (Éocène supérieur). Il apparaît que seul MENGE aurait vraiment observé un spécimen fossile et que les références ultérieures sont d'ordre bibliographique. Tout cela demeure bien mystérieux et il n'en découle qu'une « certitude » : nous ne

pouvons rien affirmer quant à la réalité de l'existence de Berytidae dans les gisements de la Baltique! LARSSON (1978 : 72) reprend simplement les citations antérieures de Berytidae dans l'ambre balte.

Nous avons découvert au cours de plusieurs années de fouilles (de 1980 à 1991) quatre Punaises fossiles attribuables sans ambiguïté aux Berytidae dans le gisement d'Aix-en-Provence. Nous avons aussi pu étudier le type de *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* (Théobald, 1937) grâce à l'obligeance de M. PRIEUR de l'Université Claude Bernard de Lyon. Nous donnons ici les descriptions de ces fossiles.

Neides (?) **oligocenicus** n. sp.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : spécimen n° IPM-R. 10372; paratypes : spécimens n^{os} IPM-R. 10373, IPM-R. 10374 et IMP-R. 10375, coll. NEL, Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

AGE ET GISEMENT : Oligocène terminal, série du Gypse d'Aix, couche à Insectes, Aix-en-Provence, Bouches-du-Rhône, France.

PRÉSENTATION : Holotype : empreinte et contre-empreinte d'une Punaise en très bon état, presque complète (seule l'antenne gauche est détériorée) et en vue dorsale, légèrement de profil; l'ornementation du corps est en négatif sur l'empreinte par rapport à celle de l'Insecte. Spécimens n^{os} IMP-R. 10374 et IPM-R. 10373 : empreintes de Punaises en vue dorsale; le corps du spécimen n° IMP-R. 10374 est vu légèrement de profil, celui du spécimen n° IPM-R. 10373 est vu exactement de dessus. Spécimen n° IPM-R. 10375 : empreinte et contre-empreinte d'une Punaise en assez mauvais état mais presque complète et en vue ventrale.

DESCRIPTION (fig. 1-5)

Elle réunit tous les caractères visibles sur les quatre spécimens. Nous utiliserons les notations de PÉRICART (1984).

DIMENSIONS : Holotype : longueur totale : 7,3 mm, largeur : 0,9 mm; paratype IPM-R. 10374 : longueur totale : 8 mm, largeur : 1,2 mm; paratype IPM-R. 10373 : longueur totale : 8 mm, largeur : 1 mm; paratype IPM-R. 10375 : longueur totale : 8 mm, largeur : 0,8 mm.

Tête : Holotype : longueur : 0,7 mm; largeur : 0,55 mm. Paratype IPM-R. 10374 : longueur : 1 mm; largeur : 0,7 mm. Paratype IPM-R. 10373 : longueur : 1,1 mm; largeur : 0,65 mm. Paratype IPM-R. 10375 : longueur : 1 mm; largeur : 0,5 mm. Les yeux latéraux composés sont très nets, ronds et saillants (diamètre : 0,25 mm). Ils sont situés en avant de la tête, près des insertions des antennes. Les ocelles sont nets, de diamètre 0,05 mm et situés à 0,2 mm des yeux. Écart entre les ocelles : 0,08 mm. Ils sont donc très rapprochés. Le sillon antéoculaire séparant le vertex du front est très net. Longueur du vertex : 0,2 mm; largeur : 0,55 mm. Longueur du front : 0,2 mm; largeur : 0,5 mm. Le front est prolongé en avant par un processus frontal en forme de lame comprimée transversalement très visible (cf. fig. 3-4) sur les spécimens IPM-R. 10374 et IPM-R. 10375 mais déterioré sur les deux autres spécimens (seule sa base est visible sur le type, sa partie distale a été détériorée par la fossilisation des antennes).

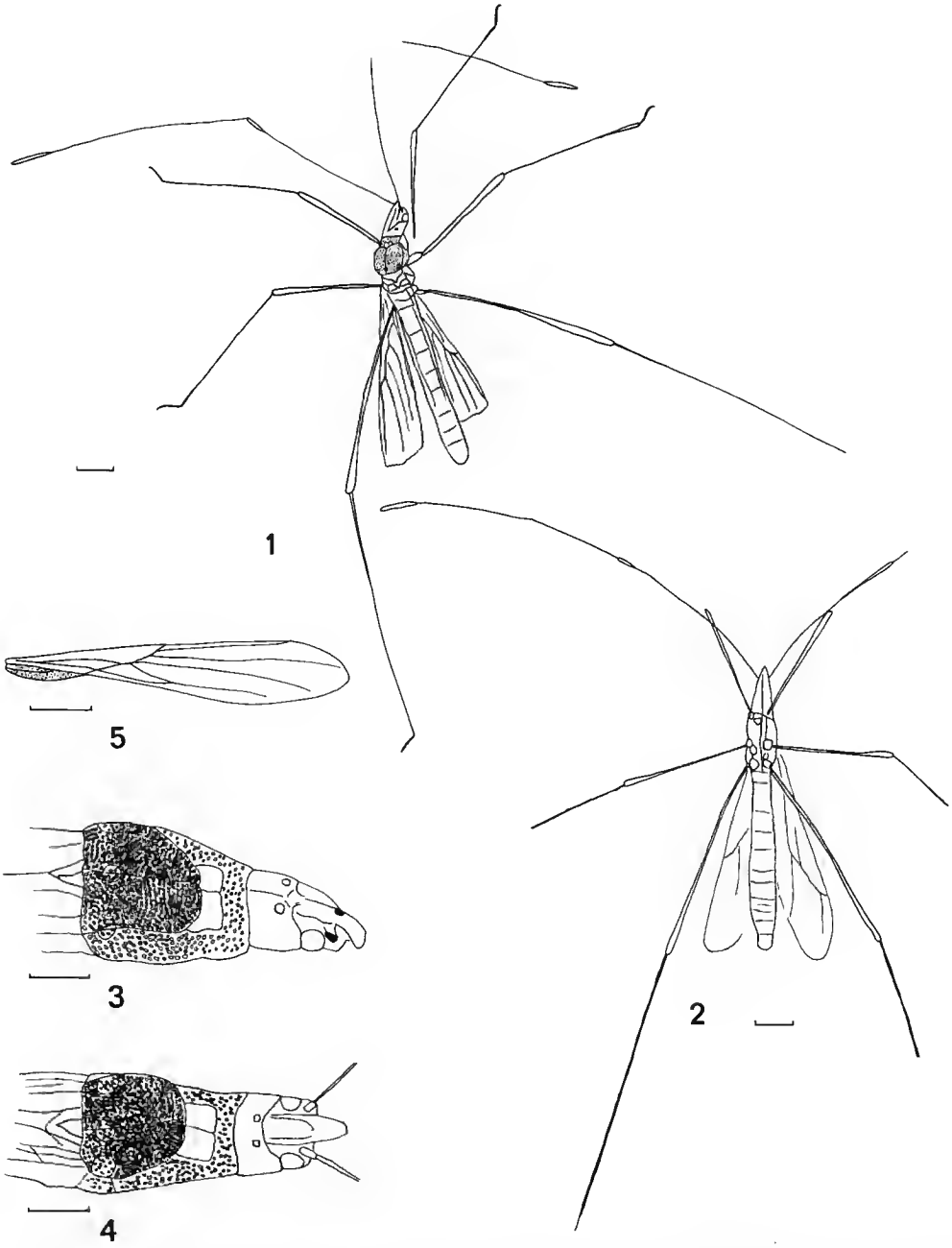


FIG. 1-5. — *Neides* (?) *oligocenicus* n. sp., schémas : 1, du corps de l'holotype (n° IPM-R. 10372); 2, du corps du paratype n° IPM-R. 10375; 3, de la tête et du pronotum du paratype n° IPM-R. 10374; 4, de la tête et du pronotum du paratype n° IPM-R. 10373; 5, de l'hémélytre du paratype n° IPM-R. 10374. (Échelles 1, 2 et 5 = 1 mm; échelles 3 et 4 = 0,5 mm.)

Ce processus, long de 0,3 mm, est arrondi à son extrémité apicale mais ne dépasse que très peu du reste de la tête (de 0,1 à 0,2 mm). Le postclypeus, partiellement visible sous ce processus, est inutilisable. Les pièces buccales sont cachées sous la tête. La tête n'est absolument pas ornée par des pointes ou des épines. Un sillon qui représente peut-être le rostre est visible sur la tête et le thorax du spécimen IPM-R. 10375. La segmentation du rostre est de toute façon indécelable.

Les antennes, surtout visibles sur le type et le spécimen IPM-R. 10375 (mal conservées sur les autres paratypes), sont très longues (longueur totale : 10,8 mm) et très fines (largeur minimale : 0,01 mm, largeur maximale : 0,11 mm). Elles sont portées par de courts tubercules antennifères bien visibles sur le type et le paratype IPM-R. 10374. Elles se composent de quatre articles (cf. fig. 1-2). Le premier très long (longueur : 4,7 mm) est très nettement renflé à son extrémité distale (largeur minimale : 0,01 mm, maximale : 0,08 mm). Le second et le troisième ne sont pas renflés. Longueur du second : 2,5 mm, du troisième : 2,7 mm. Le quatrième est relativement très court (longueur : 1,1 mm) mais est aussi très nettement renflé (largeur : 0,11 mm). Il est en forme de fuseau allongé. La pilosité antennaire n'est pas visible (absence ou non-conservation ?).

Pronotum : Holotype : longueur : 1,05 mm ; largeur : 0,9 mm. Paratype IPM-R. 10374 : longueur : 1,3 mm ; largeur : 1,1 mm. Paratype IPM-R. 10373 : longueur : 1,2 mm ; largeur : 1 mm. Paratype IPM-R. 10373 : longueur : 1,2 mm ; largeur : 0,9 mm. Les ornementations des pronotums des trois spécimens qui sont en vue dorsale sont identiques mais celle du spécimen IPM-R. 10374 est la mieux conservée (cf. fig. 3-4). Ils sont dorsalement densément ponctués, mises à part les deux callosités antémédianes lisses, longues de 0,15 mm et larges de 0,2 mm. Les pronotums ne sont ornés par aucune épine ni aucun tubercule. En arrière des callosités, s'étend le disque qui occupe la plus grande partie de la surface du pronotum. Ce disque est nettement convexe et traversé par une carène médiane et deux carènes latérales longitudinales très nettes. Chaque carène est ornée postérieurement par une petite gibbosité peu importante mais bien visible. Longueur du disque : 0,75 mm ; largeur : 0,5 mm. Les propleures sont ponctuées comme le disque. La face ventrale du prosternum est visible sur le spécimen IPM-R. 10375 mais elle est très mal conservée. Elle ne semble pas ponctuée. Le scutellum n'apparaît bien que sur les paratypes IPM-R. 10374 et IPM-R. 10373. Il est petit (longueur : 0,1 mm ; largeur : 0,15 mm), triangulaire et absolument pas prolongé en arrière par une quelconque épine ou pointe. L'appareil odorifère métathoracique n'est absolument pas visible : il n'existe aucune structure de gouttière ou d'appendice digitiforme comparable à celle d'un *Metacanthus*.

Hémélytres et ailes postérieures (fig. 5) : Les hémélytres sont relativement bien visibles sur le type et le spécimen IPM-R. 10374. Ils atteignent l'extrémité de l'abdomen sur le spécimen IPM-R. 10374. Leur extrémité distale est détériorée sur tous les spécimens. Ils présentent un clavus (visible sur le spécimen IPM-R. 10374), une corie et une membrane bien développés. Longueur de l'hémélytre : 5,5 mm environ ; largeur : 1,1 mm, longueur du clavus : 1,1 mm, largeur 0,2 mm, longueur de la corie : 2,1 mm, longueur de la membrane : 4,5 mm. Le clavus est couvert d'une fine réticulation et traversé par la PCu. La corie est hyaline, non réticulée. Elle est traversée par les deux nervures M et R. La membrane, hyaline, est traversée par les cinq nervures Cu, M, Rs, R et Sc. Cu et M sont anastomosées. Les ailes postérieures ne sont pas conservées.

Pattes : Seules celles du type et du spécimen IPM-R. 10375 sont bien conservées. Elles sont très longues. Les coxae ne sont pas très visibles sur le type, mais les mésocoxae sont

saillantes et cylindriques. Celles du spécimen IPM-R. 10375 sont rondes et saillantes. Les fémurs sont grêles et renflés apicalement. Les tibias, grêles aussi, ne sont presque pas renflés apicalement. Les tarses triarticulés sont relativement bien conservés. Les griffes peuvent être décelées sur le type. Pattes prothoraciques : Fémurs : longueur : 3,2 mm ; largeur minimale : 0,08 mm, maximale : 0,15 mm. Tibias : longueur : 3,5 mm ; largeur : 0,05 mm. Tarses : longueur : 0,6 mm ; largeur : 0,02 mm. Pattes mésothoraciques : Fémurs : longueur : 3,6 mm ; largeur minimale : 0,05 mm, maximale : 0,12 mm. Tibias : longueur : 3,9 mm ; largeur : 0,02 mm. Tarses : longueur : 0,6 mm ; largeur : 0,02 mm. Pattes métathoraciques : Fémurs : longueur : 5,2 mm ; largeur minimale : 0,06 mm, maximale : 0,12 mm. Tibias : longueur : 6,7 mm ; largeur : 0,03 mm. Tarses : longueur : 0,6 mm ; largeur : 0,02 mm. Les fémurs des pattes métathoraciques dépassent nettement le niveau de l'extrémité de l'abdomen.

Abdomens : Ils sont mal conservés sur tous les spécimens. Holotype : longueur : 4,8 mm ; largeur : 0,6 mm. Paratype IPM-R. 10374 : longueur : 5 mm ; largeur : 1 mm. Paratype IPM-R. 10373 : longueur : 5,1 mm ; largeur : 1 mm. Paratype IPM-R. 10375 : longueur : 5 mm ; largeur : 0,7 mm. La segmentation abdominale est très mal conservée et à peine décelable. Elle est inutilisable. Les pièces génitales ne sont pas visibles.

La pilosité du corps n'est décelable sur aucun spécimen.

Discussion

Ces fossiles appartiennent tous à la même espèce car les proportions de leur corps sont identiques ou très proches et les ornementations de leur thorax sont identiques. Il n'existe aucun argument en faveur d'une séparation spécifique. Nous les considérerons donc comme appartenant tous à la même espèce. Ils sont nettement différents du fossile du même gisement que Théobald (1973) a nommé *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* (Théobald, 1937) et qui n'est en fait qu'un Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat. (voir plus loin). En effet, leurs pattes et leurs antennes sont incomparablement plus longues et fines que celles de ce fossile, proportionnellement à leur corps. Ils appartiennent donc à une espèce nettement différente de *M. serratum*. Contrairement à cette dernière, ils peuvent être rapprochés des Berytidae avec lesquels ils partagent de très nombreux caractères (dont de nombreuses synapomorphies) : ocelles présents, antennes très longues, de quatre articles, le premier épaissi vers l'extrémité distale, le quatrième en forme de fuseau étroit, membrane des hémélytres portant cinq nervures non anastomosées, pattes très longues, non ravisseuses et aux fémurs épaissis apicalement, tarses triarticulés.

De plus, ils possèdent plusieurs caractères qui permettent de les rapprocher des Berytinae Douglas & Scott, 1865 : absence d'une quelconque pointe ou épine sur le scutellum (plésiomorphie), absence d'une gouttière odorifère (plésiomorphie), présence d'un processus frontal net (synapomorphie des Berytinae). Aucun des genres de Metacanthinae Douglas & Scott, 1865 actuels ne peut être rapproché de ces fossiles (Péricart, 1984 ; Lindberg, 1958 ; Harris, 1943 ; Gross, 1950 ; Štusák, 1965*a* ; 1965*b* ; 1966 ; 1967 ;1972 ; 1976 ; 1977 ; 1984 ; 1989*a* ; 1989*b* ; Horváth, 1905 ; McAtee, 1919 ; Breddin, 1907 ; Distant, 1911 ; ...). Parmi les Berytinae, ils peuvent être rapprochés des genres actuels *Berytinus* Kirkaldy, 1900, *Neides* Latreille, 1802, *Hubertiella* (sous-genre *Capysoplymus* Štusák, 1989) et *Berytoplymus* Štusák, 1989 avec lesquels ils partagent les caractères suivants : fémurs non fortement claviformes (non

épaissis brutalement), disque du pronotum non plat et avec trois petites bosses en arrière, processus frontal non pointu mais arrondi à son extrémité, scutellum sans épine ni pointe, absence de gouttière odoriférante développée. Les autres genres de cette sous-famille ne partagent pas ces caractères avec ces fossiles. Ceux-ci pourraient être écartés du genre *Berytinus* par leur second segment antennaire long, nettement plus long que le quatrième. Ce caractère les rapproche des genres *Neides*, *Hubertiella* (sous-genre *Capysoplymus*) et *Berytoplymus* mais il constitue probablement une symplésiomorphie de ces genres par rapport au genre *Berytinus*. Ce caractère ne doit donc être utilisé qu'avec précaution. L'absence de gouttière odoriférante visible permettrait d'écarter les deux genres *Hubertiella* (sous-genre *Capysoplymus*) et *Berytoplymus* chez lesquels cette structure est plus développée que chez *Berytinus* mais les gouttières odoriférantes sont si peu visibles dans ces genres qu'il est possible que ces fossiles aient eu des structures de ce type et qu'elles ne soient pas visibles à cause de leur position et de la fossilisation. Ce caractère est donc inutilisable. En fait, il est à peu près impossible de ranger ces fossiles dans un genre précis de ce groupe. Comme ils représentent une des premières espèces (sinon la première, voir plus loin) qui puisse être rangée sans ambiguïté dans les Berytidae Berytinae, nous estimons qu'il est nécessaire de créer un nouveau taxon pour eux. De plus, ils appartiennent à une espèce aisément reconnaissable dans le gisement d'Aix-en-Provence. Nous les rangerons donc dans le genre *Neides* sensu lato sous le nom de *Neides* (?) *oligocenicus* n. sp.

Nous ne prétendons pas que la diagnose suivante soit suffisante pour distinguer cette espèce des espèces actuelles du genre *Neides*. Elle ne peut servir qu'à reconnaître rapidement d'autres spécimens fossiles de *Neides* (?) *oligocenicus* n. sp. parmi des Heteroptera fossiles.

Diagnose : Processus frontal arrondi. Ocelles très rapprochés. Trois petits tubercules dans la région postérieure du pronotum. Disque du pronotum nettement ponctué. Scutellum petit sans épine ni pointe. La longueur du corps varie entre 7,3 et 8 mm, la largeur entre 0,8 et 1,2 mm. Les premiers articles des antennes et les fémurs sont épaissis à leurs extrémités distales. Les pattes et les antennes sont très longues et filiformes.

Metacanthus (Megalomerium) serratum (Théobald, 1937)
(= Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat.)

Holotype : Spécimen n° 392027 (AA 59), coll. Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard de Lyon.

Age et gisement : Oligocène terminal, Série du Gypse d'Aix, couche à Insectes, Aix-en-Provence, Bouches-du-Rhône, France.

Présentation : Empreinte d'une Punaise en très mauvais état de conservation dont les pattes, les antennes et la segmentation du corps sont très mal indiquées.

Description (fig. 6)

La description de Théobald est très peu précise et discutable par endroits.

Tête allongée et étroite, de forme grossièrement triangulaire, longue de 1,4 mm et large de 0,6 mm environ. Le rostre, les yeux et les ocelles ne sont absolument pas conservés,

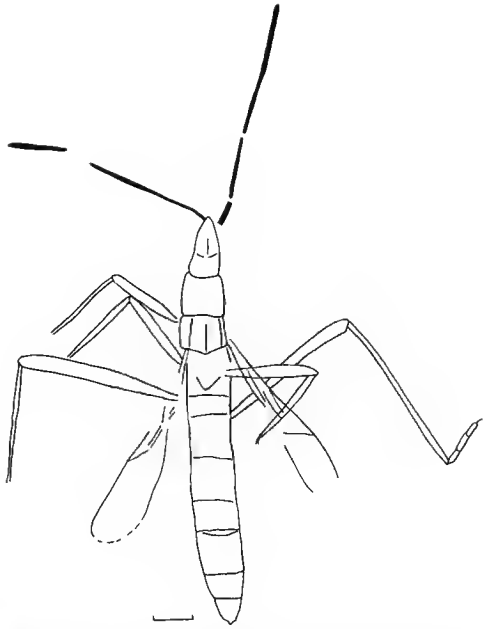


FIG. 6. — *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* (Théobald, 1937) [= Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat.], schéma du corps de l'holotype (n° 392027) (AA 59) (échelle = 1 mm).

contrairement à l'affirmation de THÉOBALD ; celui-ci indiquait que les yeux étaient « à la base » de la tête (caractère de toute façon totalement anormal pour une espèce appartenant aux Berytidae et qui suffirait à l'exclure de cette famille...). Les antennes, très mal conservées, sont longues de 5,2 mm (pour autant qu'elles soient complètes !). Leur segmentation est, en effet, à peine visible. Il est difficile de suivre THÉOBALD qui affirme : « l'article basal est court, mais le deuxième article dépasse l'apex du thorax, le troisième est plus court, **les autres** manquent. » C'est nous qui soulignons ; les Berytidae n'ayant que quatre articles antennaires, il est difficile d'en compter trois et « les autres » ! De toute façon, la segmentation est en fait inutilisable, mis à part le fait que les articles antennaires ne sont épaissis en aucun endroit, contrairement à ceux des Berytidae.

Le pronotum est très mal conservé. Il semble divisé en deux parties comme l'indiquait THÉOBALD. La partie antérieure, non ponctuée, est aussi longue que la postérieure, ponctuée, limitée par deux arêtes latérales et traversée par une arête médiane. Il ne porte aucune épine ni aucun tubercule. Le scutellum n'est pas conservé. Longueur du pronotum : 1,6 mm ; largeur : 1 mm. Longueur du thorax : 2,2 mm.

Pattes nettement plus épaisses et plus courtes que celles des Berytidae. Les fémurs ne sont absolument pas renflés en massue à leur extrémité distale. Les fémurs postérieurs, contrairement à l'affirmation de THÉOBALD, sont nettement plus courts que l'abdomen et arrivent à seulement 1,4 mm de son extrémité. Pattes métathoraciques : Fémurs : longueur : 3,6 mm ; largeur : 0,5 mm. Tibias : longueur : 4,5 mm ; largeur : 0,2 mm. Tarses : longueur : 1,2 mm, de

trois articles, semble-t-il? Pattes mésothoraciques : Fémurs : longueur : 2,5 mm ; largeur : 0,3 mm. Tibias : longueur : 2,3 mm ; largeur : 0,2 mm. Tarses non conservés. Pattes prothoraciques très mal conservées ; la seule chose que nous puissions en dire, avec doute, est qu'elles ne semblent pas ravisseuses.

Abdomen allongé, long de 5,3 mm et large de 1,3 mm. Huit segments abdominaux plus ou moins visibles mais inutilisables.

Longueur totale du corps : 10 mm ; largeur : 1,3 mm.

Discussion

Théobald (1937 : 366-367, pl. 27, fig. 12) a (très) sommairement décrit et figuré ce fossile en le rangeant dans le genre *Megalomerium* Fieber, 1859 (= *Metacanthus* Costa, 1844). Il n'indique nulle part les arguments qu'il a utilisés pour cette détermination, mise à part la phrase suivante : « Les caractères, en particulier le collier antérieur, sont assez nets pour caractériser le genre *Megalomerium* ; ... ».

En fait, la non-conservation des yeux, des ocelles, du scutellum et la très mauvaise conservation des antennes interdiraient toute détermination au niveau générique dans la famille Berytidae, même si ce fossile devait y être rangé. Or, les quelques caractères qu'il a conservés nous permettent de l'en écarter sans ambiguïté : les premiers articles de ses antennes et les fémurs de ses pattes ne sont pas épaissis à leur extrémité. Le seul argument en faveur d'un rapprochement avec les Berytidae est son aspect allongé, plus ou moins filiforme. Des Nabidae comme les *Dolichonabis*, des Colobasthristidae, des Reduviidae (Emesinae), des Rhopalidae comme les *Chorosoma* (entre autres) présentent une allure générale qui ressemble à celle de ce fossile. La seule chose certaine le concernant est qu'il s'agit d'un Heteroptera qui n'appartient pas aux Berytidae !

Metacanthus (*Megalomerium*) *serratum* (Théobald, 1937) ne peut être considéré que comme un Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat. d'intérêt très limité. Le genre *Metacanthus* est donc encore inconnu à l'état fossile.

Théobald (1937 : 419) signale la présence de *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* dans l'Oligocène supérieur de Céreste (Vaucluse, France) : « Nous avons décrit cette forme de l'Oligocène d'Aix. L'insecte de Céreste lui est parfaitement identique, par la taille, la forme et la teinte. Il est représenté par un échantillon et sa contre-empreinte (F 220 + 257). » [Coll. Fliche, École des Eaux et Forêts de Nancy]. Si ce fossile est vraiment identique au type de cette espèce, il ne saurait donc s'agir d'un représentant des Berytidae. Nous devons signaler que, contrairement à Théobald et Lutz, nous n'avons jamais découvert le moindre représentant fossile des Berytidae dans ce gisement de Céreste où les Heteroptera abondent et où nous avons récolté plus de 4000 Insectes fossiles... ! Nous y avons par contre découvert de nombreuses petites Punaises de forme allongée, de famille encore indéterminée, qui ressemblent superficiellement à des Berytidae mais qui n'en sont absolument pas.

Nous donnons maintenant un réexamen critique des deux espèces attribuées aux Berytidae par Heer et par Riou. Ces réexamens ne sont basés que sur les travaux de Heer et Riou car nous n'avons pas pu réexaminer directement les types de ces espèces.

BERYTOPSIS Heer, 1853
(= Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat.)

Berytopsis femoralis Heer, 1853
(= Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat.)

HOLOTYPE : un spécimen en bon état dans le « Lavaters Sammlung », localisation actuelle inconnue.

AGE ET GISEMENT : Miocène inférieur d'Œningen, Allemagne.

LISTE DES CARACTÈRES CONNUS (d'après HEER, 1853 : 54-56, pl. 4, fig. 9a-9c).

Tête allongée. Présence d'un processus frontal allongé et caréné très net. Antennes assez courtes (« antennae breviculae... »). Le premier article des antennes est plus court que le second mais plus épais bien qu'il n'apparaisse pas particulièrement épaissi à son extrémité distale. Le second et le troisième ont à peu près la même longueur mais demeurent relativement courts par comparaison à ceux des Berytidae actuels. Le quatrième est court et renflé. Les yeux sont figurés par HEER en position très proximale, éloignés de l'extrémité de la tête, anormale pour un représentant des Berytidae. Les ocelles sont près des yeux et très rapprochés. HEER ne figure pas de sillon antéoculaire. Le pronotum est allongé et criblé de petites bosses. Le scutellum est assez gros mais semble dépourvu d'épine ou de pointe. Les hémélytres sont courts, nettement plus courts que l'abdomen. Il s'agirait donc d'un individu brachyptère. Les pattes sont assez longues mais beaucoup moins que celles des Berytidae actuels : les pattes métathoraciques ne dépassent l'abdomen que de fort peu. Les fémurs ne sont pas fins ni épaissis à leur extrémité distale mais sont régulièrement épaissis de leur base à leur extrémité. Nous n'avons aucun caractère concernant les tarses, les insertions des pattes sur le thorax, la nervation des hémélytres et des ailes, la segmentation et la pilosité abdominale.

DISCUSSION

En fait, ce fossile ressemble beaucoup à celui décrit par THÉOBALD sous le nom de *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* (même forme générale, même structure des pattes, du thorax, de la tête...) pour autant que nous puissions en juger d'après le travail de HEER. Il ne possède que fort peu de caractères qui permettraient de le rapprocher des Berytidae : la forme générale de son thorax, le processus frontal qui orne sa tête, son quatrième segment antennaire cylindrique. Il s'éloigne de ce groupe par de nombreux caractères : pas de sillon antéoculaire, les yeux en position très proximale, les antennes et les pattes relativement très courtes par rapport au corps pour un représentant des Berytidae, le premier segment antennaire et les fémurs pas particulièrement épaissis à leur extrémité... Des antennes semblables à celles de ce fossile se retrouvent chez d'autres Heteroptera que les Berytidae, les Malcidae ou certains Lygaeidae Cymini ou Ninini (ŠTYS, 1967). Il ne reste pratiquement aucun argument en faveur d'une attribution de ce fossile aux Berytidae. Il ne présente aucune des autapomorphies des

pattes, de la tête et des antennes propres aux Berytidae et les caractères des ailes, des hémélytres et de l'abdomen propres à ce groupe ne sont pas conservés. Une ressemblance superficielle avec les Berytidae est insuffisante pour une détermination définitive. Il ressemble aussi à certains Coreidae comme *Leptocorisa varicornis* ou *Stenocephalus lateralis* (DISTANT, 1902).

Le seul fait certain le concernant est qu'il s'agit bien d'un Heteroptera qui peut être rapproché du complexe Lygaeidae-Coreidae (PÉRICART, 1984) mais probablement pas des Berytidae. Nous le considérerons donc comme un Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat. dont les affinités sont très incertaines. Ce fossile demeurera à peu près dépourvu d'intérêt tant qu'il n'aura pas été retrouvé et révisé.

Berytinus cf. **minor** Herrich-Schaeffer, 1835 (sensu Riou, 1988)
(Berytidae *incertae sedis* nov. stat.)

HOLOTYPE : Spécimen n° R-321, coll. RIOU, « un exemplaire fossilisé face dorsale, ... ».

AGE ET GISEMENT : Miocène supérieur, Montagne d'Andance, Privas, Ardèche, France.

Ce fossile a été décrit et figuré (thèse non publiée) assez sommairement par RIOU (1988 : 75-76, pl. 5, fig. 7) qui l'attribue à une espèce actuelle répandue dans toute l'Europe occidentale.

Nous redonnons ici la totalité de sa description originale :

« Insecte dans un parfait état de conservation, au corps étroit et linéaire, aux pattes et antennes très longues, de coloration brun clair.

— Tête très allongée et étroite, clypeus développé formant une pointe dans la partie antérieure.

— Antennes très longues et filiformes, formées de quatre articles : le premier particulièrement allongé présentant un brusque renflement apical et le dernier court formant une massue nette de teinte noire.

— Pronotum rectangulaire, deux fois plus long que large, légèrement rétréci dans sa partie antérieure. Bords antérieur et postérieur droits présentant une arête médiane longitudinale.

— Structure des élytres effacée, recouvrant entièrement l'abdomen.

— Scutellum réduit, triangulaire.

— Abdomen allongé en fuseau à segmentation effacée.

— Pattes fines et longues aux fémurs renflés dans leur zone apicale.

Dimensions en millimètres : Longueur totale : 8. Tête : longueur : 1,25, largeur : 0,6; clypeus : 0,5. Antennes : longueur totale : 4,75; premier article : longueur : 2,5; quatrième article : longueur : 0,5. Pronotum : longueur : 1,75; largeur : 0,85. Pattes : fémur I : longueur : 2; fémur II : longueur : 2; fémur III : longueur : 3. Abdomen : longueur : 5, largeur : 1,5. »

DISCUSSION

Si nous sommes tout à fait d'accord avec RIOU quant à l'attribution de ce fossile aux Berytidae (bien caractérisé par les structures des pattes, des antennes, de la tête et la forme générale...), il apparaît que les attributions au genre *Berytinus* et à *Berytinus minor* sont nettement moins bien justifiées par cette description. Il semble que ce fossile possède un

processus frontal net (que RIOU prend pour une pointe du clypeus...!), ce qui permettrait une attribution à peu près certaine aux Berytinae, mais RIOU n'indique rien sur l'ornementation du scutellum (présence ou absence d'épine ou de pointe?). L'ornementation du disque du pronotum n'est pas mieux décrite (présence de pointes, de bosses, de ponctuation...?). Les proportions entre les diverses parties des pattes ainsi que celles entre les pattes, les antennes et le corps ne sont pas plus précisées. Enfin, les proportions entre les segments antennaires ne sont pas indiquées. Ce dernier « oubli » constitue même le problème le plus important car, si les deux genres *Berytinus* et *Neides* peuvent être aisément distingués par la comparaison des longueurs des second et troisième segments antennaires, il est très difficile de les distinguer lorsque nous ne disposons pas de ce renseignement. Ce fossile pourrait en fait appartenir à presque n'importe quel genre de la sous-famille Berytinae. Il est impossible d'être certain de son attribution au genre *Berytinus* à partir de la seule description de RIOU. Il est encore plus impossible de l'attribuer à une des espèces actuelles de ce genre car celles-ci se distinguent les unes des autres par des caractères très ténus comme la pilosité et la coloration des antennes et des pattes...! RIOU l'attribue à *Berytinus minor* car, « en comparant les spécimens à l'espèce actuelle *Berytinus minor*, on constate une très nette ressemblance. »!

En conclusion, ce fossile décrit par RIOU est bien un représentant des Berytidae, probablement des Berytinae, mais ne saurait être attribué sans redescription complète à *Berytinus minor*. Ce n'est pour l'instant qu'un *incertae sedis* nov. stat.

CONCLUSION

Les Berytidae s'avèrent encore plus rares à l'état fossile que nous ne l'indiquions précédemment puisque seulement deux espèces fossiles peuvent être attribuées à ce groupe sans ambiguïté : le Berytidae *incertae sedis* décrit par RIOU (1988) et *Neides* (?) *oligocenicus* n. sp. Ces fossiles appartiennent à la sous-famille Berytinae. La sous-famille Metacanthinae est encore inconnue à l'état fossile puisque *Metacanthus* (*Megalomerium*) *serratum* (Théobald, 1937) est en fait un Heteroptera famille *incertae sedis* nov. stat. A cause de leur très grande rareté, ces fossiles n'apportent presque aucun renseignement sur la phylogénie et l'histoire de cette famille, si ce n'est le fait que des Berytidae sensu stricto existaient à l'Oligocène terminal (ce dont on pouvait se douter, étant donné la très grande ancienneté des Heteroptera qui étaient déjà présents et très évolués au Lias). *Neides* (?) *oligocenicus* n. sp. démontre au moins que des Berytidae déterminables peuvent être découverts dans les gisements d'origine lacustre. Un très gros travail de recherche de Berytidae fossiles nouveaux reste à accomplir...

Remerciements

Nous remercions vivement M. le Pr. PRIEUR, du Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard de Lyon, qui a eu l'obligeance de nous prêter le type de *Megalomerium serratum* pour la présente étude.

OUVRAGES CONSULTÉS

BACHOFEN-ECHT, A. VON, 1949. — Der Bernstein und seine Einschlüsse. Vienne : 1-204.

BEKKER-MIGDISOVA, E. E., 1962. — Otrjad Heteroptera. Raznokrylye, ili klopy. *In* : B. B. RODENDORF, Osnovy Paleontologii. Clenistonogie, Trachejnyc i Chelicerovye, Moskva, Akademija Nauk SSSR : 208-226.

BREDDING, G. VON, 1907. — Berytiden und Myodochiden von Ceylon aus der Sammelausbeute von Dr. W. Horn (Rhynch. het.). *Dtsch ent. Z.*, 1907 : 34-37.

DISTANT, W. L., 1902. — Rhynchota, vol. 1. *In* : The fauna of british India including Ceylon and Burma : I-XXXVIII, 1-424.

— 1911. — Rhynchota indica (Heteroptera). *Entomologist*, 1911 : 22-25.

GROSS, G. F., 1950. — The stilt-bugs (Heteroptera, Neididae) of the australian and New Zealand regions. *Rec. S. Aust. Mus.*: Adelaïde, **9** : 313-326.

HANDLIRSCH, A., 1925. — Palaeontologie. *In* : C. SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie, **3** : 117-306.

HARRIS, H., 1943. — New Neididae (Hemiptera) from South America, with notes on some littleknown species. *Annl. Carneg. Mus.*, Pittsburg, **29** : 443-450.

HEER, O., 1853. — Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Œningen und von Radoboj in Croatien. Dritter Theil : Rhynchoten. *Neue Denkschr. schweiz. Ges. Naturw.*, **13** : 1-134.

HORVÁTH, G., 1905. — Berytidae novae. *Ann. Mus. natl. Hung.*, **3** : 56-60.

LARSSON, S. G., 1978. — Baltic Amber, a palaeobiological Study. *Entomonograph*, **1** : 1-192.

LINDBERG, H., 1958. — Hemiptera insularum Caboverdensium. *Commentat. Biol.*, Helsinki, **19** (1) : 1-246.

LUTZ, H., 1984. — Beitrag zur Kenntnis der Unteroligozänen Insektenfauna von Céreste (Süd-Frankreich). *Documenta Naturae*, Munich, **21** : 1-26.

MCATEE, W. L., 1919. — Key to the nearctic genera and species of Berytidae (Heteroptera). *J. N. Y. entomol. Soc.*, **27** : 79-92.

MENGE, A., 1856. — Lebenszeichen vorweltlicher, im bernstein eingeschlossener thiere. Programm. Petrichule, Danzig : 1-32.

PÉRICART, J., 1984. — Hémiptères Berytidae euroméditerranéens. *Faune Fr.*, Paris, **70** : 1-171.

RIOU, B., 1988. — Les Insectes du Miocène supérieur de la Montagne d'Andance (Ardèche), implications paléoclimatiques et paléogéographiques. Thèse (non publiée), École Pratique des hautes Études, Sciences de la Vie et de la Terre (IIIe section) : 1-276.

SPAHR, U. VON, 1988. — Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbach Bibliographie und liste der Bernsteinfossilien — Überordnung Hemipteroidea. *Stuttg. Beitr. Naturk.*, (B), **144** : 1-60.

ŠTUSÁK, J. M., 1965*a*. — Contribution to the knowledge of Stilt-Bugs of Angola/Heteroptera, Berytidae. *Publçoes cult. Co. Diam. Angola*, Lisbonne, **69** : 105-116.

— 1965*b*. — Berytidae (Heteroptera) of Congo (Léopoldville), Rwanda and Burundi. *Acta Entomol. Mus. natl. Pragae*, **36** : 509-542.

— 1966. — Zur Kenntnis der Berytiden Westafrikas (Heteroptera, Berytidae). *Reichenbachia*, Dresde, **6** (27) : 221-229.

— 1967. — New Stilt-Bugs from the tropics (Heteroptera, Berytidae). *Acta Entomol. Mus. natl. Pragae*, **37** : 279-295.

— 1972. — *Yemmalysus parallelus* gen. n., sp. n. — A new oriental Stilt-Bug from China (Heteroptera, Berytidae). *Acta Entomol. Bohemoslov.*, **69** : 373-377.

— 1976. — La faune terrestre de l'île Sainte-Hélène. Troisième partie. *Ann. Mus. r. Afr. Entomol.*, (8), Sci. Zool., **215** : 410-427.

— 1977. — *Yemmalysus procerus* sp. n. from Sri Lanka (Heteroptera, Berytidae). *Acta Entomol. Bohemoslov.*, **74** : 81-84.

— 1984. — *Yemma pericarti* sp. n. from South Tunis (Heteroptera, Berytidae). *Acta Entomol. Mus. natl. Pragae*, **17** (206) : 245-249.

— 1989*a*. — New and little known oriental Stilt-Bugs (Heteroptera, Berytidae). *Acta Entomol. Bohemoslov.*, **86** : 111-120.

— 1989*b*. — Two new genera and one new subgenus of Berytinae, with nomenclatorial changes (Heteroptera, Berytidae). *Acta Entomol. Bohemoslov.*, **86** : 286-294.

Štys, P., 1967. — Monograph of Malcinae, with reconsideration of morphology and phylogeny of related groups (Heteroptera, Malcidae). *Acta Entomol. Mus. natl. Pragae*, **37** : 351-516.

Théobald, N., 1937. — Les Insectes fossiles des Terrains oligocènes de France. *Mém. Soc. scient. Nancy*, Année 1937, **1** : 1-471.

Wilson, M. V. H., 1978. — Paleogene insect faunas of western north America. *Quaest. entomol.*, **14** : 13-34.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section C, nos 3-4 : 289-300.

Présence des genres *Dapaloides* Gaudant et *Dapalis* Gistel (Poissons téléostéens, Percoidei) dans l'Oligo-Miocène lacustre de la Limagne bourbonnaise

par Jean GAUDANT

Résumé. — La présence du genre *Dapaloides* Gaudant est signalée dans les marnes à Ostracodes (Oligocène supérieur) de Cusset (Allier). Cette découverte étend la répartition géographique de ce genre dans l'Oligocène lacustre d'Europe occidentale. On signale en outre la présence du genre *Dapalis* Gistel dans l'Oligo-Miocène des environs de Vichy (Allier), sans qu'il soit possible de préciser la provenance de ce spécimen.

Abstract. — The occurrence of the genus *Dapaloides* Gaudant is reported from the marls rich in Ostracods (Upper Oligocene) outcropping at Cusset (Allier, France). This finding extends the geographical distribution of this genus in the lacustrine Oligocene deposits of Western Europe. Additionally, the occurrence of the genus *Dapalis* Gistel is also reported from the Oligo-Miocene of the vicinity of Vichy (Allier, France). It is however presently impossible to determine the precise origin of this specimen.

Mots-clés. — Allier — *Dapalis* — *Dapaloides* — Poissons — Téléostéens — Limagne — Oligocène — Miocène? — Milieu lacustre.

Key-words. — Allier (France) — *Dapalis* — *Dapaloides* — Fishes — Teleosts — Limagne — Oligocene — Miocene? — Lacustrine environment.

J. GAUDANT, *17, rue du Docteur Magnan, 75013 Paris. (URA 1433 du CNRS.)*

INTRODUCTION

Le premier, A. VIQUESNEL (1842) signala la découverte d'un poisson fossile « sous le pont de Mesdames », à Cusset (Allier), « dans un banc de marne grise feuilletée légèrement verdâtre » qu'entaille la vallée du Sichon. A. VALENCIENNES et Ch. LAURILLARD (*in* A. VIQUESNEL, 1842), qui examinèrent ce poisson, le rapportèrent au genre *Myripristis* Cuvier. Cette pièce, conservée à Paris, à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, où elle porte le numéro de catalogue MNHNP-PFT 1, fut réétudiée par F. PRIEM (1914) qui la figura et en donna une description sommaire, avant de conclure que « c'est probablement un Poisson du genre *Properca* ». Il indiqua en outre la présence, dans les collections de l'Institut de Paléontologie, d'un second spécimen provenant de Cusset (Allier), déterminé « *Lates Heberti*? », qu'il considérait comme un « débris indéterminable d'Acanthoptérygien ».

En revanche, aucun représentant du genre *Dapalis* Gistel n'avait été signalé à ce jour dans l'Oligo-Miocène de la Limagne bourbonnaise. C'est pourquoi, bien que sa provenance exacte laisse subsister un doute, il nous a paru utile d'en donner ici une description rapide. Il s'agit en effet d'un poisson fossile conservé dans un calcaire micritique massif qui ne ressemble à aucun des sédiments connus pour avoir livré des poissons fossiles attribuables au genre *Dapalis* Gistel. C'est pourquoi, contrairement aux soi-disant « *Smerdis* » *glangeaudi* Priem, de Pontari, près de Corent (Puy-de-Dôme), dont nous avons montré (J. GAUDANT, 1977*a*) qu'ils proviennent en réalité d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône) et des environs de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence), il nous a paru justifié de prendre en considération dans cet article l'unique spécimen de *Dapalis* Gistel récolté à Vichy (Allier).

Les **DAPALOIDES** oligocènes de Cusset

D. cf. **sieblosensis** (Winkler)

ÉTUDE DU MATÉRIEL ORIGINAL

Nous avons retrouvé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, où il porte le numéro de catalogue MNHNP-PFT 1, le spécimen « donné par Mr Viquesnel en 9bre 1842 », comme l'indique son étiquette. Il s'agit (fig. 1) d'un individu en double empreinte dont la tête est en majeure partie détruite mais sur lequel on peut cependant observer un opercule isolé qu'il a été possible de reconstituer (fig. 2A) en complétant son empreinte imparfaite à l'aide de sa contre-empreinte partielle. Cet opercule est caractérisé par sa forme trapézoïdale et par la possession de deux épines postérieures séparées par une échancrure. L'épine principale, bien développée, se situe approximativement à mi-hauteur de l'os tandis que la seconde, plus réduite, prend place à l'extrémité de son bord supérieur qui s'abaisse faiblement vers l'arrière.

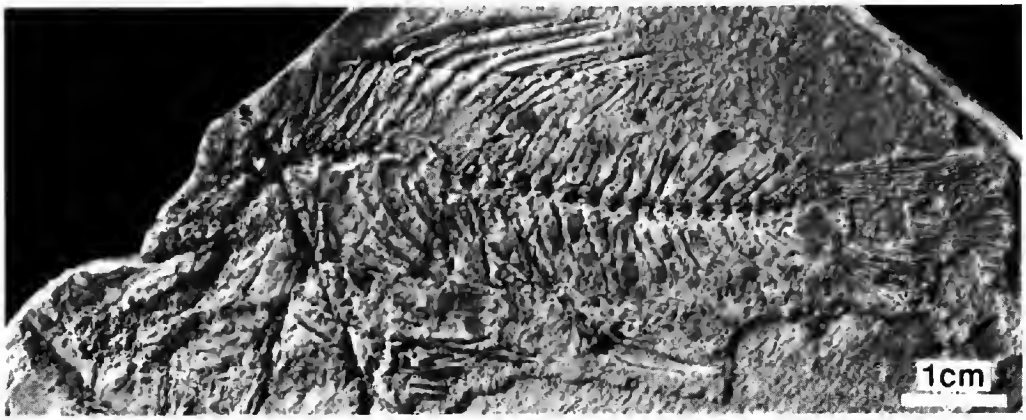


FIG. 1. — *Dapaloides* cf. *sieblosensis* (Winkler) : vue générale du spécimen MNHNP-PFT 1, provenant de l'Oligocène de Cusset (Allier) (collection A. VIQUESNEL). *Cliché D. Serrette.*

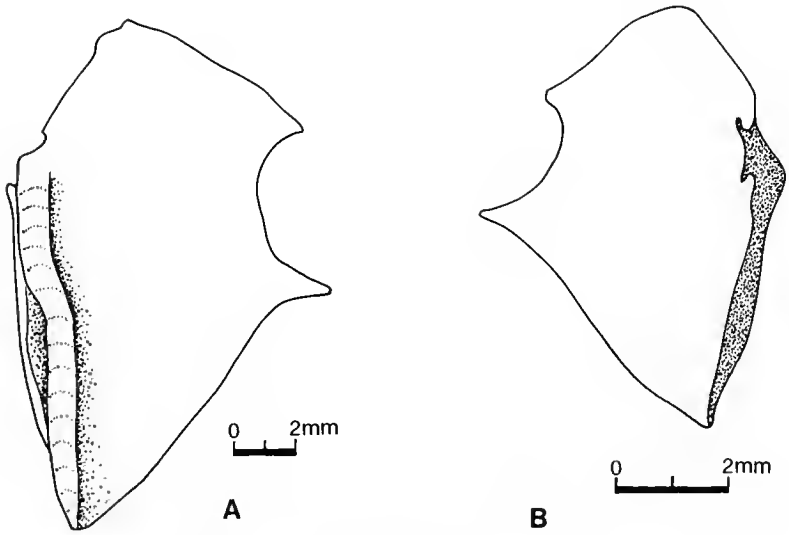


FIG. 2. — A, *Dapaloides* cf. *sieblosensis* (Winkler) : opercule du spécimen MNHNP-PFT 1 ; B, *Dapaloides sieblosensis* (Winkler) : opercule isolé provenant de l'Oligocène inférieur de Sieblos (Hesse, Allemagne).

La forme de cet opercule ne diffère pas considérablement de celle qui est observée chez certains Percichthyidae actuels comme *Macquaria novemaculeata* (Steindachner) (C. M. MACDONALD, 1978) et présente une certaine similitude avec celle de l'opercule de l'espèce-type du genre *Dapaloides* Gaudant : *D. sieblosensis* (Winkler), de l'Oligocène inférieur de Sieblos (Allemagne) (fig. 2B).

Le corps est celui d'un petit individu dont la longueur standard devait avoisiner 80 mm (la longueur du corps sans la tête égale 51 mm), pour une hauteur maximale de 30 mm. La colonne vertébrale paraît avoir comporté quinze vertèbres postabdominales. On distingue les empreintes de neuf épines dans la nageoire dorsale antérieure. Leur longueur s'accroît jusqu'à la cinquième, qui paraît avoir été la plus développée et dont la longueur excède légèrement la moitié de la hauteur maximale du corps. La composition de la nageoire dorsale postérieure n'a pu être déterminée. Il en est de même pour le nombre des lépidotriches de la nageoire anale. Celle-ci comporte trois épines, la seconde d'entre elles étant à la fois la plus longue et la plus robuste, tandis que la première est remarquable par sa longueur qui excède les 3/4 de celle de la seconde. La nageoire caudale, dont la longueur devait mesurer près du quart de la longueur standard, paraît avoir eu une forme en palette. Sa composition n'est pas connue avec précision. Le corps était couvert d'écailles cténoïdes dont le bord libre est orné de petites spinules.

DESCRIPTION D'UNE PIÈCE INÉDITE

Au cours de l'étude de la collection de poissons fossiles cénozoïques conservée au Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard de Lyon, nous avons eu la bonne

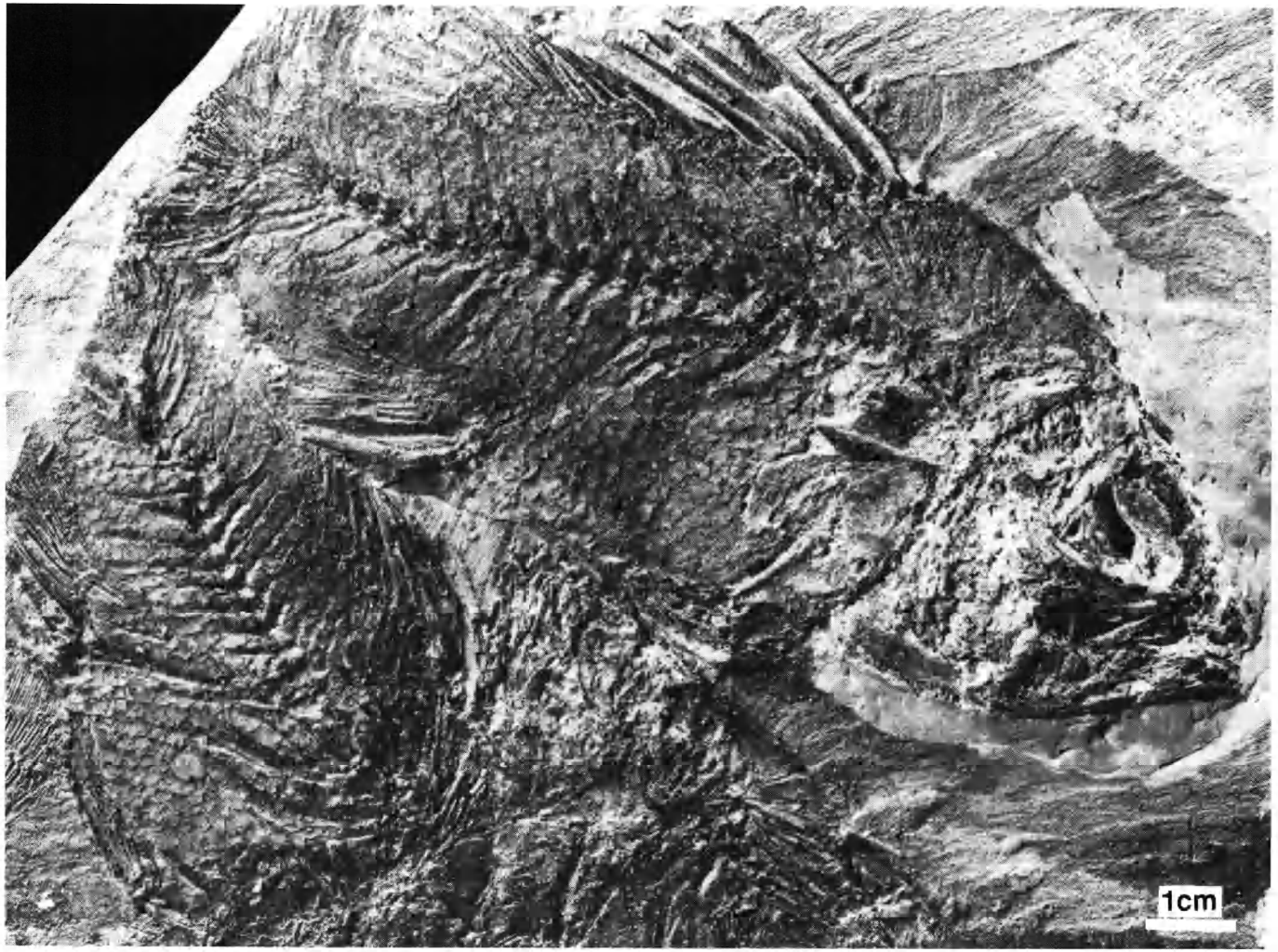


FIG. 3. — *Dapaloides* cf. *sieblosensis* (Winkler) : vue générale du spécimen FSL 93 986, provenant de l'Oligocène de Cusset (Allier) et conservé au Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard de Lyon.

fortune de découvrir un bloc de marne gris bleuté provenant de Cusset (Allier), qui porte le numéro de catalogue FSL 93 986. Sur cette pièce est conservé un individu presque complet, aux côtés duquel on distingue en outre les restes de trois autres poissons (fig. 3).

Le corps paraît avoir été trapu puisque la hauteur maximale du spécimen le mieux conservé représente 44 % de la longueur standard. La tête, massive, est relativement grande car sa longueur égale pratiquement la hauteur maximale du corps.

MENSURATIONS (en mm) DU SPÉCIMEN FSL 93 986

Longueur totale	144	(est.)
Longueur standard	120	
Hauteur maximale du corps	53	
Longueur de la tête	52	
Distance antédorsale	51	
Distance antéanale	86,5	
Distance antépectorale	—	
Distance antépelvienne	50	
Longueur de la dorsale antérieure	30	(est.)
Longueur de la dorsale postérieure (épine)	21	
Longueur de l'anale (seconde épine)	18,5	
Longueur des pectorales	—	
Longueur des pelviennes (épine)	22	
Longueur basale de la dorsale	55	
Longueur basale de l'anale	19	
Longueur du pédicule caudal	18,5	
Hauteur du pédicule caudal	15,5	

La tête

L'anatomie céphalique demeure incomplètement connue. Le spécimen le plus complet permet toutefois d'observer les frontaux, en arrière desquels on reconnaît la crête supraoccipitale dont on distingue seulement le bourrelet supérieur, fortement redressé vers l'arrière. La partie postérieure du parasphénoïde est visible à l'arrière de l'orbite dont le diamètre horizontal égale approximativement le quart de la longueur de la tête. L'ouverture buccale, légèrement oblique, paraît assez grande puisque l'articulation de la mandibule avec le carré prend place sur la verticale passant par le bord postérieur de l'orbite. De ce fait, la mandibule est relativement grande car sa longueur excède légèrement la moitié de la longueur de la tête. Le bord oral du dentaire s'élève progressivement vers l'arrière, si bien que la hauteur maximale de la mandibule égale approximativement le tiers de sa longueur. De nombreux petits alvéoles dans lesquels prenaient place des dents villiformes sont observables sur le processus oral du dentaire.

Le maxillaire, robuste, est relativement grand puisque son extrémité postérieure élargie atteint le bord postérieur de l'orbite. Son processus assurant l'articulation maxillo-prémaxillaire est recourbé vers le bas et détermine avec le corps de l'os un angle d'environ 140°. Comme le montre un second individu dont seuls sont conservées la tête et la partie antérieure du corps, la région postérieure du maxillaire porte un supramaxillaire bien développé dont la longueur égale 40 % de celle du maxillaire.

Le prémaxillaire n'est que partiellement conservé. On en reconnaît cependant le processus articulaire et la base du processus ascendant dont l'extrémité distale est brisée. Le processus alvéolaire, très développé, a une longueur qui égale approximativement les 2/3 de celle du corps du maxillaire. On y remarque quelques dents villiformes.

Le préopercule (fig. 4A), très robuste, est caractérisé par son angle postéro-ventral légèrement arrondi. Son bord ventral et le tiers inférieur de son bord vertical (la partie supérieure de celui-ci est masquée par l'opercule) sont ornés d'une série de petites épines très denses puisqu'on en dénombre environ 22 sur le bord ventral de l'os. Ces épines sont toutes orientées vers le bas et vers l'arrière. Contrairement aux plus antérieures qui sont généralement simples, les épines postérieures sont fréquemment bifides, voire trifides, comme c'est le cas pour l'épine qui orne l'angle postéro-ventral de l'os.

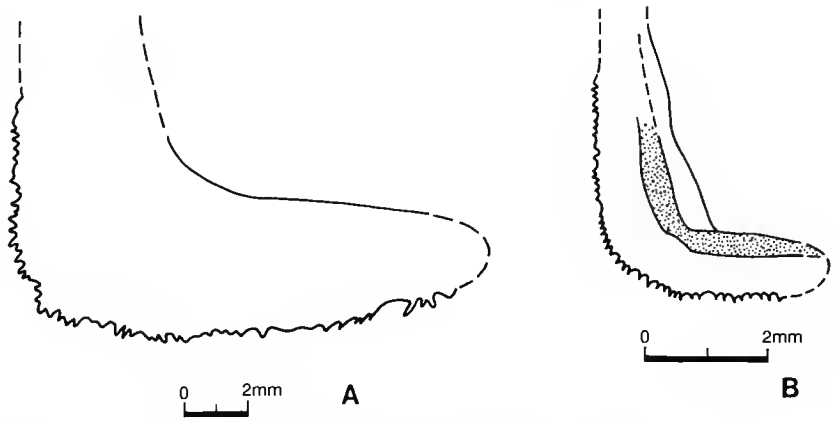


FIG. 4. — A, *Dapaloides* cf. *sieblosensis* (Winkler) : préopercule du spécimen FSL 93 986; B, *Dapaloides sieblosensis* (Winkler) : préopercule isolé provenant de l'Oligocène inférieur de Sieblos (Hesse, Allemagne).

L'opercule, de forme trapézoïdale, est relativement grand. Son épine principale, robuste, mesure approximativement les 2/5 de la hauteur de l'os. La morphologie de l'opercule ne diffère pas de manière significative de celle de l'opercule isolé représenté sur la figure 2A.

Le sousopercule est présent, quoique déplacé, un peu en arrière de l'opercule. C'est un os falciforme de hauteur relativement faible.

Le corps

Le squelette axial semble avoir comporté environ 25 vertèbres, dont quinze postabdominales. Les centra vertébraux, dont seule subsiste l'empreinte dans le sédiment, paraissent avoir été relativement trapus puisque leur hauteur égale approximativement leur longueur. Ils supportent des neurapophyses et des hémapophyses de longueur modérée dont l'extrémité distale prend place approximativement aux 2/3 de la distance séparant les bords supérieur et inférieur des centra vertébraux, respectivement des bords dorsal et ventral de l'animal.

Les côtes, dont le nombre exact n'a pu être déterminé, paraissent avoir été relativement courtes.

La nageoire caudale est caractérisée par sa forme en palette arrondie à son extrémité postérieure. Comme le montre une région caudale isolée, elle est constituée de dix-sept rayons principaux, dont quinze bifurqués, en avant desquels prennent place, dorsalement et ventralement, six rayons marginaux. Le squelette caudal axial, formé de trois vertèbres, est relativement mal conservé. On distingue cependant, à l'arrière, le complexe uro-terminal qui supporte le parhypural, relativement long et étroit, et cinq hypuraux. Le premier et le quatrième d'entre eux sont sensiblement plus larges que les autres. Deux uroneuraux sont présents au-dessus et en arrière du complexe uro-terminal. Le nombre d'épuraux paraît avoir été de trois. Les neurapophyses et hémapophyses allongées et quelque peu élargies (en ce qui concerne ces dernières) portées par les deux centra préuraux libres contribuent au soutien des lépidotriches caudaux.

La nageoire dorsale est formée d'une partie antérieure composée de neuf épines dont la longueur s'accroît progressivement jusqu'à la quatrième, avant de diminuer légèrement ensuite. La longueur de la plus grande épine excède sensiblement la moitié de la hauteur maximale du corps. La dorsale postérieure débute par une épine en arrière de laquelle on dénombre neuf lépidotriches dont huit à la fois articulés et bifurqués.

L'endosquelette de la nageoire dorsale est formé de dix-huit axonostes proximaux dont huit soutiennent la partie antérieure de la nageoire, l'axonoste proximal antérieur soutenant à lui seul les deux premières épines. Plus en avant prennent place trois prédorsaux dont l'extrémité distale est recourbée en crochet et dont il n'est pas possible de déterminer la position par rapport aux neurapophyses des vertèbres abdominales antérieures. La formule de Smith & Bailey (1961) s'écrit donc 0-0-0-2.

La nageoire anale se compose de trois épines et de sept lépidotriches à la fois articulés et bifurqués. L'épine antérieure paraît relativement grande puisque sa longueur excède les 3/4 de celle de la seconde épine, qui est à la fois la plus longue et la plus robuste de la nageoire. La troisième épine, à peine moins longue que la seconde, est en revanche nettement moins épaisse. Les lépidotriches antérieurs sont sensiblement plus longs que les épines qui les précèdent. La longueur des suivants se réduit progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire anale débute par un élément très robuste qui s'accole à l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale pour constituer le complexe hémaxanal. En arrière de celui-ci prennent place sept axonostes proximaux plus grêles dont la longueur diminue rapidement vers l'arrière.

Les nageoires pectorales n'ont laissé aucune trace sur les spécimens étudiés. De la ceinture scapulaire, il n'a été possible d'observer que le posttemporal et le postcleithrum ventral.

Les nageoires pelviennes qui débutent un peu en avant de la verticale passant par l'origine de la nageoire dorsale, sont très imparfaitement conservées. Leur épine est sensiblement plus longue que la seconde épine de la nageoire anale.

Les écailles, de type cténoïde, sont relativement mal conservées. On y observe cependant la présence de radii et de circuli concentriques. La présence de spinules sur le bord libre des écailles n'a pas pu être établie avec certitude.

Analyse taxonomique

Les principaux caractères observés et plus particulièrement la composition de la colonne vertébrale et la morphologie de l'opercule et du préopercule des poissons décrits précédemment conduisent à rapprocher ceux-ci de certains Percoïdes actuels de la région indo-pacifique, regroupés par W. A. Gosline (1966) dans la famille des Percichthyidae. Contrairement à ce que pensait W. A. Gosline, la possession d'une nageoire caudale en forme de palette arrondie à son extrémité distale ne fait pas obstacle à un tel rapprochement car C. M. MacDonald (1978) a souligné le fait que plusieurs espèces australiennes de cette famille possèdent une nageoire caudale en forme de palette arrondie à son extrémité distale.

Au sein de cette famille, les Percoïdes oligocènes de Cusset décrits précédemment peuvent être rapprochés de l'espèce *Dapaloides sieblosensis* (Winkler), de l'Oligocène inférieur de Sieblos (Hesse, Allemagne) car ils possèdent comme celle-ci un préopercule dont le contour postéro-ventral est garni de nombreuses petites épines dirigées vers le bas et vers l'arrière, un supramaxillaire et une colonne vertébrale comportant quinze vertèbres postabdominales, trois prédorsaux, une nageoire dorsale dédoublée dont la partie antérieure comporte neuf épines tandis que sa partie postérieure se compose d'une épine et de neuf lépidotriches, une nageoire anale constituée de trois épines et de sept lépidotriches, et des écailles cténoïdes (J. Gaudant, 1985).

De ce fait, le seul caractère susceptible de distinguer les spécimens de Cusset de ceux de Sieblos paraît être la forme un peu plus trapue du corps (hauteur maximale du corps pouvant atteindre 44 % de la longueur standard contre environ 1/3 chez la plupart des *Dapaloides* de Sieblos). On notera cependant que chez certains individus de Sieblos, la hauteur maximale du corps égale 42 % de la longueur standard et devait même parfois excéder cette valeur.

En conséquence, faute de disposer d'un caractère diagnostique incontestable permettant de distinguer de manière certaine les *Dapaloides* oligocènes de Cusset de ceux de l'Oligocène inférieur de Sieblos rapportés à l'espèce *D. sieblosensis* (Winkler), nous proposons de désigner les spécimens décrits dans cet article comme *Dapaloides* cf. *sieblosensis* (Winkler).

Ces poissons diffèrent par ailleurs nettement de l'espèce *D. miloni* Gaudant, de l'Oligocène supérieur de Chartres-de-Bretagne (Ille-et-Vilaine), que nous avons décrite récemment (J. Gaudant, 1989). En effet, cette espèce, qui ne possède que deux prédorsaux (au lieu de trois), est caractérisée en outre par sa nageoire anale qui possède un ou deux lépidotriches supplémentaires : neuf ou huit (?) au lieu de sept.

Un **DAPALIS** oligo-miocène de Vichy

D. cf. **macrurus** (Agassiz)

Il existe dans les collections paléontologiques de l'Université Claude Bernard de Lyon un petit spécimen de poisson percoïde catalogué FSL 93 992, provenant de la collection L. Didelot, dont l'étiquette porte la mention « calcaire à Paludines, Vichy ». Or, il apparaît que le terme de « calcaire à Paludines » n'a jamais été utilisé pour désigner une formation géologique dans la Limagne bourbonnaise, ce qui laisse subsister une incertitude quant à l'âge de ce fossile.

Le poisson étudié (fig. 5) possède un corps relativement allongé dont la hauteur maximale égale approximativement la longueur de la tête, laquelle est comprise un peu plus de trois fois dans la longueur standard.

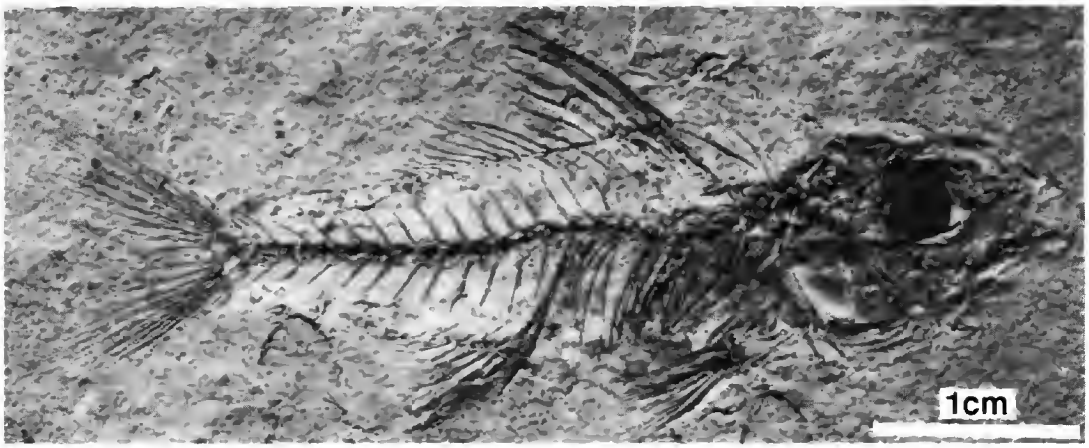


FIG. 5. — *Dapalis* cf. *macrurus* (Agassiz) : vue générale du spécimen FSL 93 992, provenant de l'Oligo-Miocène de Vichy (Allier) et conservé au Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard de Lyon (collection L. DIDELOT). *Cliché D. Serrette.*

MENSURATIONS (en mm) DU SPÉCIMEN FSL 93 992

Longueur totale	49
Longueur standard	40
Hauteur maximale du corps	12
Longueur de la tête	12,5
Distance antédorsale	16,5
Distance antéanale	25,5
Distance antépectorale	14,5
Distance antépelvienne	15,5
Longueur de la dorsale antérieure	9
Longueur de la dorsale postérieure (épine)	5
Longueur de l'anale (seconde épine)	6,5
Longueur des pectorales	6
Longueur des pelviennes (épine)	5,5
Longueur basale de la dorsale	12,5
Longueur basale de l'anale	5,5
Longueur du pédicule caudal	7
Hauteur du pédicule caudal	5

La tête

Les deux constituants les plus significatifs de l'anatomie céphalique sont le lacrymal et le préopercule. Le premier est caractérisé par son bord libre orné d'une série d'épines dirigées vers le bas et vers l'arrière. Le préopercule (fig. 6) possède une branche verticale dont la

longueur égale approximativement 1,5 fois celle de la branche horizontale. Son contour postéro-ventral est orné d'une série de petites épines. Celles ornant son bord ventral sont toutes dirigées vers le bas et vers l'arrière.

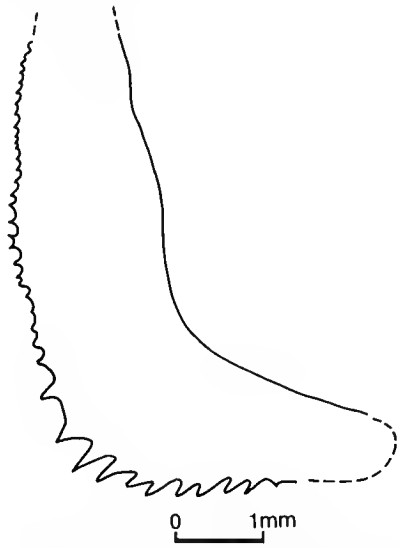


FIG. 6. — *Dapalis* cf. *macrurus* (Agassiz) : préopercule du spécimen FSL 93 992, provenant de l'Oligo-Miocène de Vichy (Allier) et conservé au Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard de Lyon.

Le corps

La région abdominale de la colonne vertébrale étant quelque peu disloquée, il n'est pas possible de préciser le nombre total de vertèbres. Nous avons toutefois dénombré quatorze vertèbres dans la région postabdominale.

La nageoire caudale est profondément bifurquée, puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux n'égale pas la moitié de celle des plus longs rayons de chaque lobe. Elle est formée de dix-sept rayons principaux dont quinze sont à la fois articulés et bifurqués. Dix rayons marginaux sont observables dorsalement et ventralement.

La nageoire dorsale, dédoublée, débute par une partie épineuse constituée de sept épines dont la seconde est la plus développée. La longueur de cette épine n'égale pas tout à fait les 3/4 de la hauteur maximale du corps et représente 22,5 % de la longueur standard. La longueur des cinq épines suivantes diminue régulièrement vers l'arrière. La dorsale postérieure se compose d'une épine dont la longueur excède légèrement la moitié de celle de la seconde épine de la dorsale antérieure, et de neuf lépidotriches.

L'endosquelette de la nageoire dorsale comporte seize axonostes proximaux. Plus en avant prennent place trois prédorsaux dont l'extrémité distale est recourbée en crochet. Le premier d'entre eux prend place en avant de la première neurapophyse ; le second s'intercale entre les deux premières neurapophyses, tandis que le troisième et l'axonoste proximal

antérieur, qui supporte les deux premières épines dorsales, se situent dans l'espace entre la seconde et la troisième neurapophyse. De ce fait, la formule de SMITH & BAILEY (1961) s'écrit 0-0-0-2.

La nageoire anale, qui débute un peu en arrière de la verticale passant par l'origine de la dorsale postérieure, se compose de trois épines et de sept lépidotriches. La seconde épine est à la fois la plus longue et la plus robuste. Sa longueur égale pratiquement les 2/3 de la hauteur du corps mesurée à son point d'insertion.

L'endosquelette de la nageoire anale se compose d'un élément antérieur très robuste, qui s'accole à l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale pour constituer le complexe hémaxanal, et de sept axonostes proximaux en forme de baguettes grêles.

Les nageoires pectorales, composées d'une douzaine de lépidotriches, sont de taille modérée puisque leur longueur excède à peine la moitié de la distance qui sépare leur base de l'origine de l'anale. Plusieurs constituants de la ceinture scapulaire sont reconnaissables : cleithrum, supracleithrum, posttemporal, postcleithrum ventral et scapula.

Les nageoires pelviennes, insérées au-dessous et un peu en arrière de la base des pectorales, se composent d'une épine et, normalement, de cinq lépidotriches. La longueur de l'épine pelvienne est sensiblement inférieure à celle de la plus longue épine anale.

Les os pelviens, triangulaires, sont dépourvus de processus postpelvien. Leur extrémité antérieure entre en contact avec la branche inférieure du cleithrum.

Les écailles sont de type cycloïde ; leur surface est ornée de circuli concentriques ; des radii sont également présents sur leur champ antérieur.

ANALYSE TAXONOMIQUE

L'appartenance du spécimen décrit ci-dessus au genre *Dapalis* Gistel est démontrée par ses caractères anatomiques et méristiques. On notera en particulier la morphologie du préopercule et du lacrymal, la composition de la colonne vertébrale (qui comporte quatorze vertèbres postabdominales) et des nageoires impaires, la forme de la nageoire caudale et la possession d'écailles cycloïdes.

Au sein du genre *Dapalis* Gistel, trois espèces sont connues à ce jour par des squelettes en connexion dans l'Oligo-Miocène d'Europe occidentale. Il s'agit de *D. macrurus* (Agassiz), du Stampien des environs de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence) et d'Oberdorf (Canton de Soleure, Suisse), *D. minutus* (Blainville), de l'Oligocène supérieur d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône), et *D. formosus* (von Meyer), de l'Ottnangien (Miocène inférieur) d'Unterkirchberg (Wurtemberg, Allemagne).

Or, c'est indiscutablement avec la première de ces espèces que le spécimen de la collection L. DIDELOT présente les affinités les plus étroites, comme le montre la comparaison des rapports hauteur du corps/longueur standard, longueur de la seconde épine dorsale/longueur standard, longueur de la seconde épine anale/longueur standard et longueur du pédicule caudal/longueur standard, établis pour ce fossile, et les rapports correspondants obtenus sur les *Dapalis macrurus* (Agassiz) de Céreste et d'Oberdorf (J. GAUDANT, 1977*b*). *D. minutus* (Blainville) en diffère en effet par le plus grand développement des épines de ses nageoires dorsale et anale. Des observations encore inédites nous permettent également d'affirmer qu'il en est de même pour l'espèce *D. formosus* (von Meyer).

En conséquence, il nous paraît justifié de désigner l'unique spécimen du genre *Dapalis* Gistel découvert à ce jour dans l'Oligo-Miocène de Vichy comme *Dapalis* cf. *macrurus* (Agassiz).

CONCLUSION

Les Percoïdes décrits dans le présent article permettent de compléter la liste de l'ichthyofaune oligo-miocène de la Limagne bourbonnaise et, plus précisément, des environs de Vichy et Cusset (Allier). En effet, nous n'avions précédemment identifié que des fragments de Cyprinidae dans l'arkose des Grivats (J. GAUDANT, 1984), confirmant ainsi l'opinion de F. PRIEM (1914) qui avait noté la présence de « *Leuciscus* sp. » à « Beaudechez » (ou Beaudechet). Désormais, il est établi que les genres *Dapaloides* Gaudant et *Dapalis* Gistel sont présents dans l'Oligo-Miocène de la Limagne bourbonnaise, ce qui permet d'étendre leur répartition géographique car ni l'un ni l'autre n'était connu précédemment dans le Cénozoïque des Limagnes, si l'on excepte l'espèce mythique « *Smerdis* » *glangeaudi* Priem (J. GAUDANT, 1977*a*).

En ce qui concerne *Dapaloides* Gaudant, qui n'était précédemment connu que dans l'Oligocène de Sieblos (Hesse, Allemagne) et de Chartres-de-Bretagne (Ille-et-Vilaine), l'extension de son aire de répartition géographique est encore plus frappante que pour *Dapalis* Gistel.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

GAUDANT, J., 1977*a*. — « *Smerdis* » *glangeaudi* Priem (Poisson téléostéen), espèce mythique du Stampien des environs de Corent (Puy-de-Dôme). *Géobios*, Lyon, **10** : 671-681.

— 1977*b*. — Nouvelles observations sur l'ichthyofaune stampienne d'Oberdorf (Canton de Soleure). *Eclog. geol. Helv.*, Bâle, **70** : 789-809.

— 1984. — Nouvelles recherches sur les Cyprinidae (Poissons téléostéens) oligocènes des Limagnes. *Géobios*, Lyon, **17** : 659-666.

— 1985. — Mise au point sur les Vertébrés inférieurs de l'Oligocène de Sieblos (Hesse, Allemagne). *C. r. Acad. Sci.*, Paris, **300** (II) : 185-188.

— 1989. — L'ichthyofaune stampienne des environs de Chartres-de-Bretagne, près de Rennes (Ille-et-Vilaine) : un réexamen. *Géologie de la France*. Orléans, 1989 (1-2) : 41-54.

GOSLINE, W. A., 1966. — The limits of the fish family Serranidae, with notes on other lower Percoids. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, San Francisco, **33** : 91-112.

MACDONALD, C. M., 1978. — Morphological and biochemical systematics of Australian freshwater and estuarine percichthyid Fishes. *Aust. J. mar. freshwat. Res.*, Melbourne, **29** : 667-698.

PRIEM, F. 1914. — Sur des Poissons fossiles des terrains tertiaires d'eau douce et d'eau saumâtre de France et de Suisse. *Mém. Soc. géol. Fr., Paléont.*, Paris, **50** : 1-17.

SMITH, C. L., & N. M. BAILEY, 1961. — Evolution of the dorsal fin supports of percoid fishes. *Pap. Mich. Acad. Sci.*, Ann Arbor, **46** : 345-363.

VIQUESNEL, A., 1842. — Note sur les environs de Vichy, département de l'Allier. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (1), **14** : 145-155.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section C, nos 3-4 : 301-317.

Les genres *Pseudarctos* et *Ictiocyon*, Amphicyonidae (Carnivora, Mammalia) du Miocène européen

par Léonard GINSBURG

Résumé. — Les travaux de KUSS (1965) avaient montré que le genre *Pseudarctos*, avec l'espèce unique *Pseudarctos bavaricus*, constituait une petite lignée anagénétique simple allant de la base de MN3 à MN9 et caractérisée principalement par une décroissance graduelle de taille. Nos récoltes ont doublé le matériel actuellement connu et permettent de revoir ce schéma. La forme la plus grande, qui est aussi la plus ancienne (MN3-MN4a), constitue un genre indépendant, *Ictiocyon* Crusafont *et al.*, 1955, avec une seule espèce, *Ictiocyon socialis* (Schlosser, 1904). *Pseudarctos* apparaît au niveau MN4b avec une espèce unique, *Pseudarctos bavaricus*, constituée par trois sous-espèces qui se relaient dans le temps et sont de taille régulièrement croissante : *P. bavaricus beaucensis* nov. ssp. de la MN4b, *P. bavaricus pontignensis* nov. ssp. de la MN5, et *P. bavaricus bavaricus* de MN6 à MN9. *Ictiocyon* et *Pseudarctos* remplacent à l'Orléanien moyen les *Cynelos* qui ont la même taille et disparaissent à cette époque.

Mots-clés. — Mammifères, Carnivores, Europe, Miocène, Évolution, Biostratigraphie.

Abstract. — The genus *Pseudarctos* does not a single anagenetic lineage with decrease of size since MN3 until MN9, as it is generally admitted since the researchs of KUSS (1965) but two distinct and independant forms, the bigger of which, called *Ictiocyon socialis* (= *dehmi*) is also the older one (MN3 + MN4a). The smaller one, *Pseudarctos bavaricus*, is younger (MN4b-MN9); its size increases regularily during the middle Miocene and we can distinguish three levels, pointed by subspecies names : *P. bavaricus beaucensis* nov. ssp. at MN4b, *P. bavaricus pontignensis* nov. ssp. at MN5 and *P. bavaricus bavaricus* for MN6 to MN9. The younger form, in MN9, is very badly represented and it is possible it belongs to an another subspecies. *Ictiocyon* and *Pseudarctos* had the same size as the small Amphicyonids *Cynelos helbingi* and *Cynelos schlosseri* and they replaced them at the late Lower Miocene.

Key-words. — Mammals, Carnivora, Europe, Miocene, Evolution, Biostratigraphy.

L. GINSBURG, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle et URA 12 du CNRS, 8, rue Buffon, F. 75005 Paris.*

Pseudarctos est un Amphicyonidae de petite taille, à museau court, molaires basses et élargies. C'est un animal rare. Depuis sa première description par SCHLOSSER en 1899 dans le Flinz de Bavière, il n'a été signalé qu'à Häder (SCHLOSSER, 1899), Göriach (HELBING, 1937), La Grive (VIRET, 1933), Neudorf-Sandberg (THENIUS, 1949), Gau-Weinheim (TOBIEN, 1955), Anwil (ENGESSER, 1972) et toujours par un petit nombre de pièces. KUSS (1965) a inclus dans le genre *Pseudarctos* quelques pièces de plus grande taille, déterminées jusqu'alors comme *Amphicyon*, et provenant de Solnhofen-Spalte en Bavière (SCHLOSSER, 1904; DEHM, 1942), Wintershof-West en Bavière aussi (DEHM, 1950) et El Canyet en Catalogne (CRUSAFONT *et al.*,

1955). Au cours des trente dernières années, les recherches, fouilles et récoltes effectuées dans l'Orléanais, les faluns d'Anjou et l'Aquitaine par divers collaborateurs et moi-même ont permis de doubler largement les inventaires, en particulier pour la période de MN4b et MN5 où régnait un vide. L'étude de tout le matériel aujourd'hui disponible amène à revoir les idées précédemment admises.

Historique

Le genre *Pseudarctos* a été établi, ainsi que l'espèce-type *P. bavaricus*, par Schlosser en 1899, sur une mandibule provenant du Flinz, ou sables continentaux du Miocène moyen de Tutzing sur le lac Starnberg en Bavière. Quelques années plus tard, le même Schlosser crée une espèce de plus grande taille, qu'il nomme *Amphicyon socialis*, sur une mandibule de la fissure miocène de Solnhofen en Bavière (1904). Viret, en 1933, rapprocha de *Pseudarctos bavaricus* quelques molaires inférieures de la Grive-Saint-Alban, et Helbing fit connaître, en 1937, les dents jugales supérieures de cette même espèce, trouvées en association avec des molaires inférieures, à Göriach en Styrie (Autriche du Sud). En 1959, dans sa révision des carnivores de Göriach, Thenius cite deux molaires supérieures trouvées à Neudorf-Sandberg et, sur leur taille légèrement plus grande qu'à Göriach et leur plus grande étroitesse, propose pour elles une espèce nouvelle : *Pseudarctos vindobonensis* nov. En 1951, Viret figure quelques matériaux inédits de la Grive-Saint-Alban, dont deux M^1 qui sont plus proches de celles de Neudorf que de celles de Göriach. Aussi, dans son étude des Carnivores de Neudorf-Sandberg, Thenius (1952) abandonne sa nouvelle espèce et désigne comme Viret ses pièces sous le nom de *Pseudarctos* aff. *bavaricus*. Viret (1951) a aussi établi une nouvelle espèce, *Pseudarctos albanensis*, sur une carnassière inférieure de la Grive-Saint-Alban, amputée de son paraconide et à racine postérieure verticale. Mais cette dent, au protoconide à la fois bas et aigu, au métaconide pointu et surtout à la pointe hypoconide haute et en position très postérieure, évoque plutôt une dent lactéale. On dit souvent que les racines des dents lactéales sont très écartées mais ce n'est pas exact sur toutes les dents. Sur la D_4 d'*Amphicyon major* de Sansan trouvée sur une mandibule portant, en germe, M_1 et M_2 (Ginsburg, 1961, pl. I, fig. 1) et celle de *Cynelos helbingi* de Wintershof-West trouvée dans les mêmes conditions (Dehm, 1950, fig. 26) les racines, en particulier la postérieure, sont bien verticales. J'interpréterai donc la dent de la Grive-Saint-Alban comme une D_4 d'un Amphicyonidae de la taille d'*Amphicyon major*. A la Grive, trois formes partagent ces caractéristiques d'après les derniers recensements de Kuss (1962, 1965). Ce sont *Agnotherium* (= *Tomocyon*) *grivensis* (Viret, 1929), *Amphicyon major grivensis* Viret, 1929 et *Pseudocyon sansaniensis* aff. *serus* Kuss, 1965.

Tobien (1955) rapprocha enfin de *Pseudarctos bavaricus* une carnassière inférieure isolée provenant des « sables à Dinotherium », d'âge vallésien de Gau-Weinheim en Hesse rhénane, et j'ai signalé *Pseudarctos bavaricus* dans une liste des Mammifères retrouvés dans les faluns helvétiens du bassin de Pontigné au nord de la Loire (Ginsburg, 1972).

Par ailleurs, *Amphicyon socialis*, dont nous aurons à reparler, fut établie sur une mandibule provenant d'une fissure d'âge miocène de Solnhofen (Schlosser, 1904), puis signalée par Dehm (1950) à Wintershof-West. Crusafont et ses collaborateurs, en 1955, ont décrit un matériel voisin, un maxillaire et une mandibule trouvés en association dans le Burdigalien de El Canyet en Catalogne, sous le nom d'*Amphicyon* (*Ictiocyon*) *dehmi* nov. subgen., nov. sp.

C'est sur l'ensemble de ce matériel que Kuss (1965) tenta une synthèse phylogénétique. Il

regroupa d'abord tous les restes cités en un genre et une seule espèce : *Pseudarctos bavaricus* et les ordonna en sous-espèces différentes se relayant dans le temps. La plus ancienne, *Pseudarctos bavaricus dehmi* (CRUSAFONT *et al.* nov. ssp., 1955) est aussi la plus grande et morphologiquement la plus primitive. Elle est reconnue à El Canyet, gisement placé dans la moitié supérieure de la MN4 selon AGUSTI *et al.* (1985), et à Wintershof-West. La deuxième sous-espèce est *Pseudarctos bavaricus socialis* Schlosser, 1904, représentée dans la fissure de Solnhofen et, toujours d'après KUSS, peut-être à Sansan [MN6]. Elle est plus petite que la précédente et KUSS la place dans l'Helvétien. Il date en effet de cet âge la fissure de Solnhofen. La concordance ou le voisinage d'âge avec Sansan lui fait attribuer plutôt à cette sous-espèce le cubitus isolé de *Pseudarctos*, que j'ai décrit à Sansan (1961). La troisième sous-espèce est *Pseudarctos bavaricus bavaricus* Schlosser, 1899, de Tutzing, Göriach et la Grive, gisements placés alors dans le Tortonien et qui correspond à l'Astaracien (MN6 + 7 + 8). Enfin la M_1 isolée des Dinotheriensand (MN9) de Gau-Weinheim est déterminée comme *Pseudarctos bavaricus* aff. *bavaricus*. Cette dent montre des caractères spécialisés et KUSS laisse entendre qu'il pourrait s'agir d'une bonne sous-espèce particulière si ces caractères se retrouvaient sur du matériel plus abondant. KUSS conclut que les trois (ou quatre) sous-espèces de *Pseudarctos bavaricus* descendent les unes des autres et constituent une petite lignée anagénétique caractérisée principalement par une réduction de la taille.

COMMENTAIRE

Les nouveaux matériaux, provenant principalement de la MN4 et de la MN5, ne s'intègrent pas dans le schéma proposé par KUSS. Ceci pour deux raisons : d'une part, KUSS n'a eu à sa disposition aucun document de la MN4 (celui d'El Canyet excepté) et aucun document de la MN5 (sauf, peut-être, de son extrême sommet si on y place Neudorf-Sandberg).

Or ces matériaux nouveaux sont plus petits que ceux de la MN3 et que ceux de la MN7 + 8 + 9. D'autre part, le gisement de Solnhofen-Spalte, attribué alors à l'Helvétien, est en fait à mon avis plus ancien. SCHLOSSER (1904) en donne la liste faunique suivante :

« *Lutra* » *franconica* Quenst.
Prolagus oeningensis Kon.
Sciurus sp.
Pseudosciurus sp.
Amphicyon socialis n. sp.
Cephalogale sp.
Stenoplesictis grimmi Schl.
Paleogale
Mastodon angustidens Cuv. var. *turicensis*
Brachypotherium aurelianense Nouel sp.
Listriodon sp.
Palaeochoerus ? *Choerotherium sansaniense* Lart.
Caenotherium sp.
Palaeomeryx annectens Schl.
Palaeomeryx simplicornis nov. sp.
Palaeomeryx sp. taille *Amphitragulus boulangeri* Pom.

Les pièces ont été détruites pendant la dernière guerre et l'on ne peut qu'épiloguer sur cette liste.

« *Lutra* » *franconica* a été revue récemment par W. von Koeningwald (1969) et déterminée comme *Necromanis franconica*. Les Manidae pholidotes sont rares et, d'après Heissig (communication orale), sont en Allemagne plus nombreux dans les gisements du Miocène inférieur que plus tard.

Des dents de *Prolagus* type *oeningensis* apparaissent au niveau d'Artenay (Bucher, 1982). *Cephalogale* n'existe plus au Miocène, mais l'*Hemicyon hareni* nob. (1989), de la MN3 ressemble encore fortement à un *Cephalogale*; si Schlosser n'a pas donné de détermination spécifique, c'est vraisemblablement que le matériel était très incomplet. Dans de telles conditions, une confusion avec *Cephalogale* est très plausible. La pièce attribuée à *Stenoplesictis ? grimmi* a été figurée par Schlosser (1902, pl. VII, fig. 24). Il s'agit d'une mandibule édentée. *Palaeogale* est un genre principalement connu dans l'Agénien (Saint-Gérand-le-Puy, Laugnac) mais monte dans la MN3 (à Wintershof-West) et jusque dans la MN4a (à Artenay), pas plus haut cependant.

Zygolophodon turicensis est connu à Artenay dans la MN4a, et même plus bas. Tassy a figuré (1977, fig. 5) une dent typique provenant de Marsolan (Gers), gisement typique de la MN3. Le rhinocéros attribué par Schlosser à l'espèce *aurelianensis* est typique de la MN3 et de la base de la MN4. Il est attribué aujourd'hui au genre *Diaceratherium* (Heissig, 1973), mais le contenu de l'espèce n'a pas changé. Il est remplacé par *Brachypotherium brachypus* à la MN4b (Ginsburg, 1974, 1989; Ginsburg et Bulot, 1984).

Le genre *Listriodon*, à l'époque où Schlosser écrivait, recouvrait les espèces *splendens*, *latidens* et *lockharti*, cette dernière en étant aujourd'hui retirée pour entrer dans le genre *Bunolistriodon* Arambourg, 1933. *Bunolistriodon lockharti* caractérise les zones MN4a et MN5; *Listriodon splendens* et *latidens* le relaient plus haut.

La mention de *Palaeochoerus ? Choerotherium sansaniense* paraît plus certaine. L'espèce est bien caractérisée et Simpson (1945), pour éliminer de la nomenclature le genre *Choerotherium* employé alors en des sens trop divers, en a fait l'espèce-type du genre *Taucanamo* nov. L'espèce est connue à Bézian (MN4b) et, plus haut, à Sansan et Steinheim (Ginsburg et Bulot, 1987). Cependant, il y a eu longtemps confusion entre le *Taucanamo sansaniense* et l'espèce *pigmeus* attribuée aujourd'hui à *Albanohyus*. La forme de Steinheim a été attribuée à l'espèce *pigmeum* par Depéret (1892) et Stehlin (1900). Or elle appartient nettement à *Taucanamo sansaniense*, comme j'ai pu le constater pièces en main (Ginsburg et Bulot, 1987). On peut se demander à la limite si Schlosser n'aurait pas fait de même, mais en sens inverse, attribuant à *sansaniense* des pièces de *pigmeum*. Or *pigmeum* est connu à Artenay, et *sansaniense* seulement à Bézian. Un doute plane donc encore sur ce suiforme de Solnhofen.

Palaeomeryx annectens Schlosser, 1901 a été établi sur des restes dentaires provenant du gisement de Tuchorice en Tchécoslovaquie que Mein (1989) place au sommet de la MN3. Les pièces figurées de ce gisement (Schlosser, 1901, pl. I, fig. 1, 2, 10, 11, 15, 16, 21) représentent un ruminant bien voisin mais un peu plus petit et à P_4 sensiblement différente morphologiquement et plus court que *Amphitragulus aurelianensis*.

Palaeomeryx simplicicornis est une espèce créée sur du matériel de Solnhofen. Elle est représentée par deux bois (figurés respectivement par Schlosser, 1902, pl. IV, fig. 36 et Schlosser, 1904, pl. XXVII, fig. 1) et des dents (Schlosser, 1904, pl. XXVI, fig. 3 et 5). Les bois, par leur forme, la section (surtout le bois de la dernière figure, à section bien ronde

distalement), l'implantation sur le crâne et la position du foramen supra-orbitaire pourraient bien avoir appartenu à un *Procervulus* plus petit que *Procervulus dichotomus*; les dents pourraient aussi convenir à un *Procervulus* de petite taille.

Enfin *Palaeomeryx* taille *Amphitragulus boulangeri* doit appartenir soit à un petit *Lagomeryx*, soit à *Amphitragulus boulangeri* lui-même.

En conclusion, sans qu'il soit possible de donner avec certitude un âge à la faune de Solnhofen-Spalte, on doit lui reconnaître un cachet très nettement anté-Miocène moyen. La plupart des formes (« *Cephalogale* », *Stenogale*, les trois ruminants) évoquent la MN3.

Diaceratherium aurelianensis est typique de la MN3 et de la MN4a, niveau où le morphotype de *Prolagus oeningensis* apparaît. Par contre *Taucanamo sansaniense* et les Listriodontinae apparaissent à la MN4b. J'aurais donc tendance à placer cette faune à la limite du MN4a et MN4b, en constatant tout de même beaucoup d'archaïsme pour un tel niveau.

En fonction de l'âge corrigé de la faune de Solnhofen et des nouveaux matériaux récoltés, je présenterai la systématique suivante :

Ordre CARNIVORA Bodwich, 1821

Sous-ordre ARCTOIFORMIA [= Arctoidea Flower, 1869]

Infra-ordre URSIDA Ginsburg, 1982

Famille AMPHICYONIDAE Trouessart, 1885

Genre **PSEUDARCTOS** Schlosser, 1899

ESPÈCE-TYPE : *Pseudarctos bavaricus* Schlosser, 1899.

DIAGNOSE : Amphicyonidae de petite taille, à museau court, dents jugales élargies à tubercules bas. Prémolaires inférieures simples, sans deutéroconide. Absence de P_1. M_1 à talonide subsymétrique, avec tendance de l'entoconide à être aussi développé que l'hypoconide qui est plutôt bas; tendance à l'élargissement du talonide de M_1 et à l'allongement de la M_2.

Pseudarctos bavaricus Schlosser, 1899

DIAGNOSE : Celle du genre.

RÉPARTITION : Trois sous-espèces se succèdent dans le temps, de la MN4b à la MN9.

Pseudarctos bavaricus beaucensis n. ssp.

1989 — *Cynelos helbingi* Dehm; GINSBURG, p. 164.

DIAGNOSE : *Pseudarctos bavaricus* de petite taille, à M_1 plus primitive que les autres sous-espèces : protoconide et hypoconide plus hauts, talonide à peine plus large que le trigonide, entoconide non prolongé en arrière. M^1 à profil occlusal subsymétrique et à partie linguale réduite.

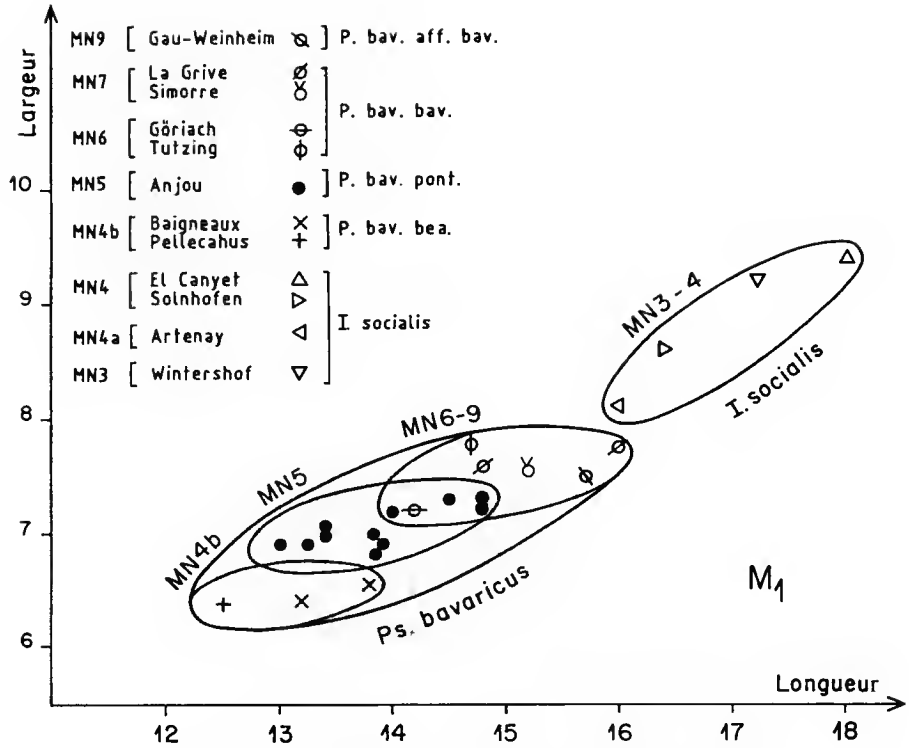


FIG. 1. — Diagramme des M_1 de *Pseudarctos* et *Ictiocyon*.

TYPE : Hémimandibule gauche de Baigneaux-en-Bauce avec C_1 P_3-M_1 (Muséum de Paris Ba 66).

DERIVATIO NOMINIS : De la Beauce, où se trouve le gisement d'où provient la pièce-type.

AGE : MN4b.

RÉPARTITION : Baigneaux-en-Beauce (Eure-et-Loire) et Pellecahus (commune de la Romieu, Gers).

MESURES : (en mm) : **Baigneaux-en-Beauce** : Hémimandibule type (Ba 66) : C = 7,1 × 5,3; P_3 = ? × 3,2; P_4 = 7,4 × 4,0; M_1 = 13,2 × 6,4. Fragment de mandibule droite avec P_3-P_4 (Ba 67) : P_3 = 5,6 × 3,2; P_4 = 7,3 × 4,0. M_1d (Ba 72) : 13,8 × [6,65]. Première phalange (Ba 22) : L = 27,9; DT prox. = 12,0; DT dist. = 10,0. — **Pellecahus** : M^1d (LRM 1041) : 10,2 × 12,5. M_1g (LRM 1042) : 12,4 × 6,35.

Pseudarctos bavaricus pontignensis nov. ssp.

DIAGNOSE : *Pseudarctos bavaricus* plus grand que *Pseudarctos bavaricus beaucensis*, à talonide du M_1 plus élargi, entoconide de M^1 à moitié linguale plus développée.

TYPE : M_1 gauche (14,0 × 7,2 mm), de la carrière des Buissonneaux à Pontigné (Maine-et-Loire). Dans un falun sableux de type pontilévien. Ce falun de type pontilévien occupe la moitié inférieure de la

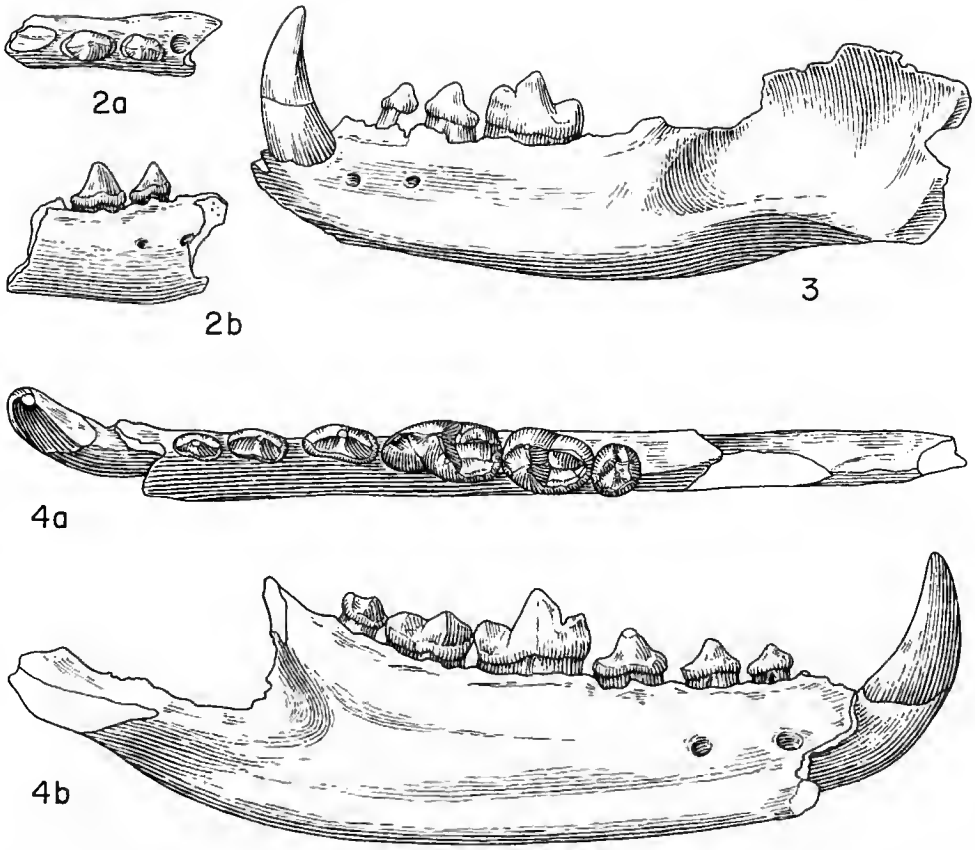


FIG. 2-4. — 2, 3, *Pseudarctos bavaricus beaucensis* de Baigneaux-en-Beauce : 2, fragment de mandibule avec P_3-P_4 droite (Ba 67) ; a, face occlusale, b, face labiale ; 3, hémimandibule gauche avec C, P_3-M_1 (Ba 66), face labiale, type de la sous-espèce. 4, *Ictiocyon socialis* d'Artenay : Hémimandibule droite (Ar 2447) : a, face occlusale, b, face labiale. (Toutes les figures : × 1.)

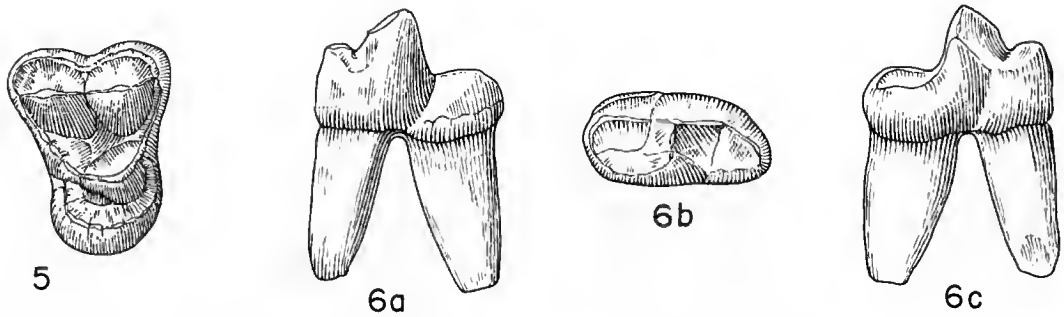


FIG. 5-6. — *Pseudarctos bavaricus beaucensis* de Pellecahus : 5, M^1d (LRM 1041), face occlusale ; 6, M_1g (LRM 1042) : a, face labiale, b, face occlusale, c, face linguale (× 2).

coupe et est surmonté par un falun moins sableux et riche en Bryozoaires, de type savignéen (Muséum Paris Fs 5373. Don J.-L. WELCOMME).

AGE : MN5.

DERIVATIO NOMINIS : de Pontigné, la plus riche localité des faluns en mammifères, et qui a livré la pièce-type.

RÉPARTITION : Faluns de Pontigné, Auverse, Lasse, Noyant-sous-le-Lude, Dénezé-sous-le-Lude (Maine-et-Loire), Channay-sur-Lathan, Savigné-sur-Lathan, Marcilly-sur-Maulne, Hommes et Pont Boutard à Saint-Michel-sur-Loire (Indre-et-Loire), Castelnau-d'Arbieu (Gers).

MESURES (en mm) : **Faluns de l'Anjou** : M^1d (FS 5167, Hommes) : [8,8] × 12.1, M^1d (FS 2951, Savigné-sur-Lathan) : [9,2] × 12,5. M^1d (FS 6296, Savigné-sur-Lathan) : 9,8 × 12,7. M^1g (M 4403, Auverse, coll. GESTIN) : 9,2 × 12,0. M^1d (Hommes, coll. BOUCHER) : 9,9, × 12,6. M^1d (M 4191, Savigné-sur-Lathan, coll. HARÊNE) : 9,8 × 13,3. M^2g (FS 2489, Pont Boutard) : 8,3 × 13,9. M^2g (Hommes, coll. BOUCHER) : 8,7 × 13,3. M^2d (Dénezé-sous-le-Lude, coll. LOIRET) ; 8,7 × 12,75. M^3g (Noyant-sous-le-Lude) : 8,0 × 10,1. M_1g (FS 1688, Pontigné) : 13,4 × 7,05. M_1g (FS 5373, Pontigné) : 14,0 × 7,2. M_1g (M 4839, Auverse, coll. LEROUX) : 14,8 × 7,4. M_1d (FS 5964, Lasse) : 13,0 × 6,9. M_1d (FS 4139, Auverse, coll. LEROUX) : 14,8 × 7,5. M_1d (Noyant-sous-le-Lude, coll. MINIMISI) : 13,4 × 7,0. M_1d (Les Mauvières à Marcilly-sur-Maulne, coll. POUIT) : 13,9 × 6,95. M_1d (M 4820, la Morfassière à Channay-sur-Lathan, coll. ESCUILLIÉ) : 14,5 × 7,3. M_1d (M 4182, Savigné-sur-Lathan, coll. SINTURET) : 13,85 ×

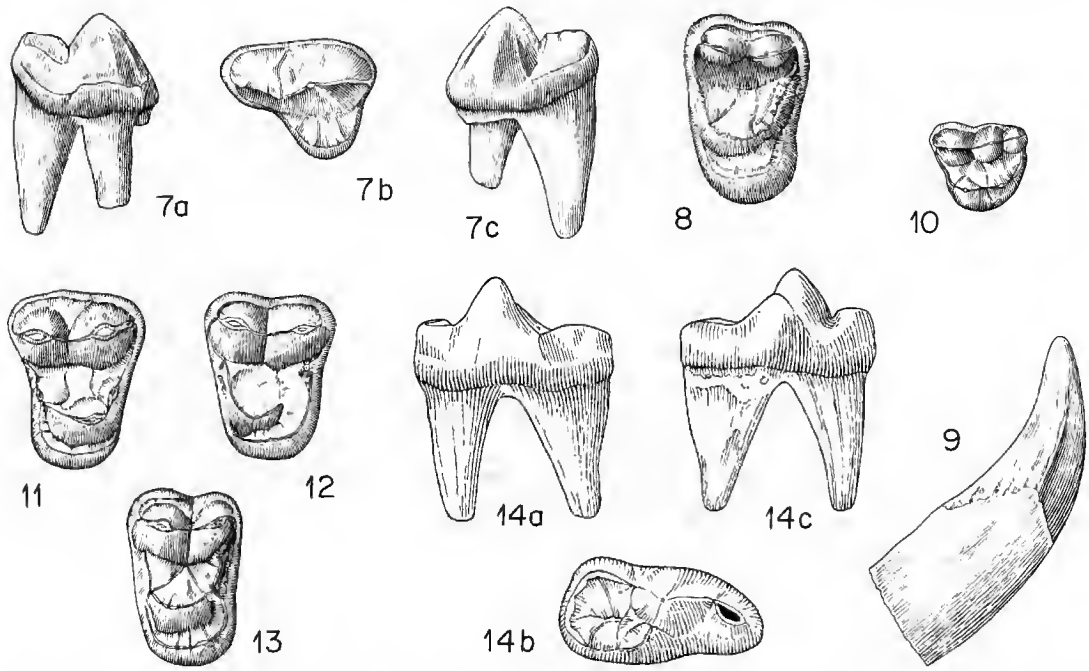


FIG. 7-14. — *Pseudarctos bavaricus pontignensis* de Castelnau-d'Arbieu (7 à 10) et des faluns de l'Anjou (11 à 14) : 7, P^4d (CAR 485) : a, face linguale, b, face occlusale, c, face labiale ; 8, M^2d (CAR 484), face occlusale ; 9, C inf.g (CAR 479), face mésiale ; 10, D^4g (CAR 487), face occlusale ; 11, M^1d (Fs 6296), face occlusale ; 12, M^1g (M 4403), face occlusale ; 13, M^2g (Fs 2489), face occlusale ; 14, M^1g (Fs 5373), type de la sous-espèce : a, face labiale, b, face occlusale, c, face linguale. (Toutes les figures : × 1,8.)

7,0. M_1d (Savigné-sur-Lathan, coll. BOUCHER) : 13,9 × 6,8. M_1g (? Pont Boutard) : 13,25 × 6,9. M_2g (FS 415, Pontigné) : 9,75 × 7,0. — **Le Mouné à Castelnau-d'Arbieu** : P^4d (CAR 485) : 11,0 × 8,45. M^1d (Coll. VIDALENC) : 10,2 × 13,45. M^2d (CAR 484) : 8,9 × 13,19. D^4d (CAR 671) : 6,7 × 6,05. D^4g (CAR 487) : 7,05 × 6,4.

Pseudarctos bavaricus bavaricus Schlosser, 1899

1899 — *Pseudarctos bavaricus* Schlosser, pl. XIII, fig. 17, 21, 22.
1900 — *Pseudarctos bavaricus* Schlosser; ROGER, p. 57, pl. III, fig. 1.
1933 — *Pseudarctos* aff. *bavaricus* Schlosser; VIRET pl. I, fig. 1-2.
1937 — *Pseudarctos bavaricus* Schlosser; HELBING, fig. 1-4.
1949 — *Pseudarctos bavaricus* Schlosser; THENIUS, p. 720.
1949 — *Pseudarctos vindobonensis* Thenius, p. 722.
1951 — *Pseudarctos* aff. *bavaricus* Schlosser; VIRET, pl. I, fig. 5 à 7; pl. III, fig. 9-10.
1952 — *Pseudarctos* aff. *bavaricus* Schlosser; THENIUS, fig. 18-19.
1961 — *Pseudarctos bavaricus* Schlosser; GINSBURG, pl. XVI, fig. 1.
1965 — *Pseudarctos bavaricus bavaricus* Schlosser; KUSS, fig. 88.
1972 — *Pseudarctos* aff. *bavaricus* Schlosser; ENGESSER, fig. 54.
1972 — *Pseudarctos bavaricus* Schlosser; GINSBURG, p. 345.

DIAGNOSE : Sous-espèce de taille supérieure aux deux précédentes. M^1 plus dissymétrique, à cuspides principales moins accusées; M_1 de même morphologie que *Pseudarctos bavaricus pontignensis*.

TYPE : Hémimandibule droite avec P_4-M_3 du Flinz de Tutzing (MN6) en Bavière (figurée par SCHLOSSER, 1899, pl. XIII, fig. 17, 22; KUSS, 1965, fig. 88).

MESURES (en mm) (d'après SCHLOSSER) : P_4 : 9,0 × 5,5; M_1 : 14,7 × 7,8; M_2 : 10,5 × 7,8; M_3 : 9,0 × 7,5. Mais d'après DEHM (1942) : P_4 : 8,9; M_1 : 13,2; M_2 : 10,7.

AGE : MN6 à 8.

RÉPARTITION : La sous-espèce est connue à Tutzing, Häder (Allemagne), Neudorf-Sandberg (Tchécoslovaquie), Göriach (Autriche), Sansan, Simorre, la Grive-Saint-Alban (France) et Anwil (Suisse).

MESURES DU NOUVEAU MATÉRIEL (en mm) : **Simorre** : M_1d (Si 178) de Rajégats : 15,2 × 7,55. Cubitus (SEP 122) d'En Péjouan : DAP au niveau de la pointe de la petite cavité sigmoïde : 24,2.

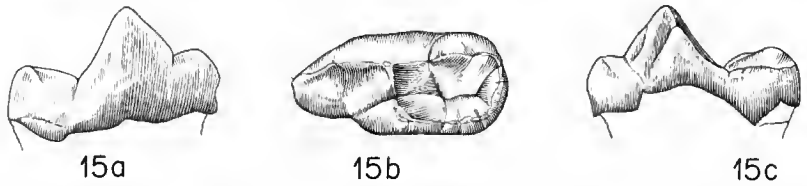


FIG. 15. — *Pseudarctos bavaricus bavaricus* de Simorre : M_1d (Si 178) : a, face labiale, b, face occlusale, c, face linguale (× 1,8).

On peut remarquer que les molaires supérieures (M^1 ou M^2) sont plus courtes et plus étirées transversalement sur les matériaux de la Grive, Anwil, Neudorf-Sandberg que sur ceux de Göriach et Häder. On peut se demander alors s'il ne s'agirait pas de deux formes différentes. C'est la question que THENIUS s'est posée lorsqu'il a établi *Pseudarctos*

vindobonensis. Mais les tailles sont les mêmes et le matériel, plus ancien, des faluns montre des variations assez importantes et surtout se rapproche plus morphologiquement des pièces considérées comme les plus récentes : la Grive et Anwil. Je ne retiendrai donc qu'une forme au sein de cet ensemble allant de MN6 à MN8.

Pseudarctos bavaricus aff. **bavaricus** Schlosser, 1899

1955 — *Pseudarctos* aff. *bavaricus* Schlosser; TOBIEN, fig. 1.
1965 — *Pseudarctos bavaricus* aff. *bavaricus* Schlosser, KUSS, fig. 89.

MATÉRIEL : M_1g isolée de Gau Weinheim en Hesse rhénane.

AGE : MN9.

Cette dent isolée se sépare des autres M_1 de *Pseudarctos bavaricus bavaricus* par des différences de hauteur bien moindres d'une part entre le protoconide et le métaconide, d'autre part entre l'hypoconide et l'entoconide. Il semble que les deux cuspides linguaux (métaconide et entoconide) aient été surhaussés. Il semble aussi d'après la figure de TOBIEN, mais KUSS le note, que le talonide soit un peu plus allongé. Il est possible qu'il s'agisse d'une sous-espèce particulière qu'un matériel plus abondant viendra confirmer ou infirmer.

Genre **ICTIOCYON** (Crusafont, Villalta et Truyols, 1955)

DIAGNOSE : Amphicyonidae voisin de *Pseudarctos*, de plus grande taille, à quatre prémolaires, à M_2 et talonide de M_1 plus larges, et M^1 à tubercules plus hauts.

Ictiocyon socialis (Schlosser, 1904)

1899 — *Amphicyon* de mêmes dimensions que *A. rugosidens* Schlosser; SCHLOSSER, p. 13.
1902 — *Amphicyon* aff. *rugosidens* Schlosser; SCHLOSSER, p. 37, 133.
1904 — *Amphicyon socialis* Schlosser, pl. 26, fig. 2, 6, 7.
1950 — *Amphicyon socialis* Schlosser; DEHM, fig. 8.
1955 — *Amphicyon* (*Ictiocyon*) *dehmi* Crusafont, Villalta et Truyols, fig. 17-20, pl. I, fig. 1-6, pl. II, fig. 1.
1965 — *Pseudarctos bavaricus dehmi* Crusafont *et al.*; KUSS, p. 147, fig. 87.
1965 — *Pseudarctos bavaricus socialis* Schlosser; KUSS, p. 148.
1990 — *Cynelos schlosseri* Dehm; GINSBURG, p. 162.

DIAGNOSE : Celle du genre.

TYPE : Hémimandibule droite avec M_1-M_2 de la fissure de Solnhofen en Bavière (SCHLOSSER, 1904, pl. 26, fig. 2).

AGE : Cette fissure est classiquement attribuée à l'Helvétien, cependant, pour les raisons exposées ci-dessus, elle semble bien devoir être placée à la limite MN4a-MN4b, ou plus bas.

Autres gisements : Wintershof-West (MN3), El Canyet (MN4) et Artenay (MN4a).

Mesures du nouveau matériel (en mm) : **Artenay** : Hémimandibule droite avec C, P_4-M_3 (Ar 2447) : C = 10,1 × 7,2; P_2 = 6,6 × 3,6; P_3 = 8,2 × 4,25; P_4 = 10,0 × 5,0; M_1 = 16,2 × 8,1; M_2 = 11,7 × 8,05; M_3 = 6,8 × 6,45. M_2g (Ar 2555) : 13,2 × 9,05. M_2g (Ar 2448) : 10,9 × 8,5. P^2g (Ar 2432) : 6,85 × 3,8. P^4g (Ar 2449) : [14,7] × 10,0. M^1d (Ar 2554) : [9,6] × [14]. M^2d (Ar 2556) : 10,7 × 17,0. M^3g (Ar 2557) : 5,9 × 8,85. Cubitus d (Ar 6, anc. coll.) DAP au niveau de la pointe de la petite cavité sigmoïde : 26,2. — **Pontigné** (remanié de MN3) : M^3d (M 4215, coll. Bonneau) : 5,0 × 8,0.

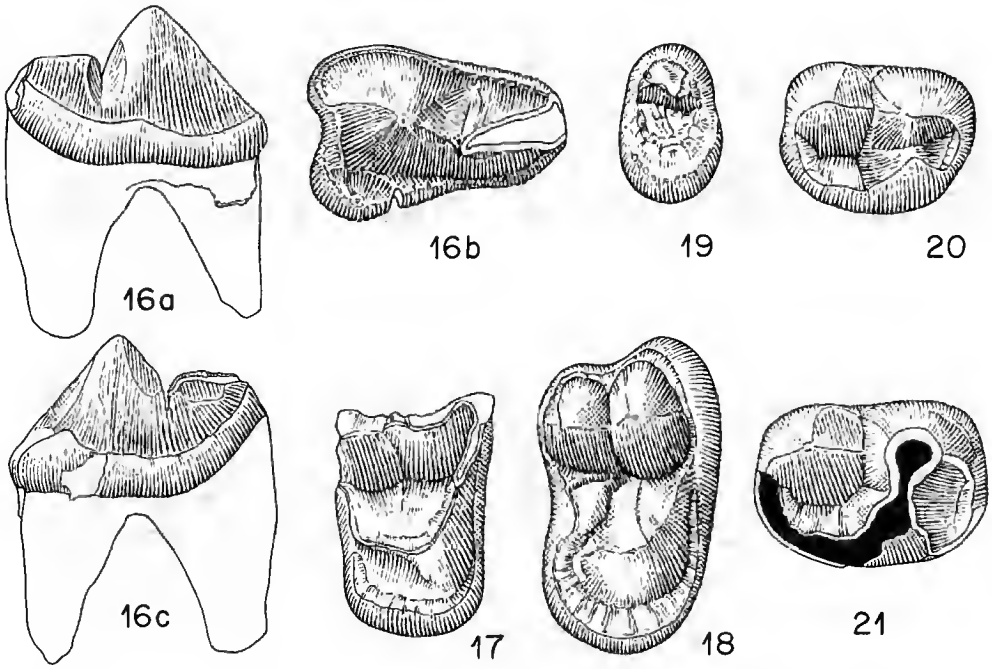


Fig. 16-21. — *Ictiocyon socialis* d'Artenay : 16, P^4g (Ar 2449) : a, face labiale, b, face occlusale, c, face linguale; 17, M^1d (Ar 2554), face occlusale; 18, M^2d (Ar 2556), face occlusale; 19, M^3g (Ar 2557), face occlusale; 20, M_2g (Ar 2448), face occlusale; 21, M_2g (Ar 2555), face occlusale. (Toutes les figures : × 2,3 environ.)

Commentaire

Bien qu'étant plus ancienne que *Pseudarctos bavaricus beaucensis*, cette espèce montre une M_1 nettement plus évoluée, à côté de caractères plus primitifs, comme la conservation de P_1 et la morphologie de M^1. On ne peut donc pas relier phylogénétiquement les deux formes. Par ailleurs, on a vu que *Pseudarctos bavaricus* augmente régulièrement en taille de la MN4 et de la MN8 ou 9, alors que l'espèce *socialis* est à la fois plus grande et plus ancienne. Pour toutes ces raisons, on ne peut les mettre dans un même genre. En rapprochant la grande forme du genre *Pseudarctos*, Kuss a bien compris qu'il ne s'agissait pas d'un *Amphicyon* véritable, mais l'assimilation avec *Pseudarctos* ne convient pas non plus. C'est pourquoi j'élèverai au rang générique le sous-genre *Ictiocyon* créé par Crusafont, Villalta et Truyols.

Variations de taille

L'importance des variations individuelles portant sur la taille des *Amphicyon* a déjà été signalée (Ginsburg, 1961 ; Ginsburg et Telles Antunes, 1968). Il n'en est pas de même ici. Les ellipses représentant les M_1 des trois sous-espèces de *Pseudarctos bavaricus* se recouvrent à peine. Par contre, l'ellipse des M_1 d'*Ictiocyon socialis* est beaucoup plus grande. Or, si l'on considère les populations, homogènes, des deux espèces de *Cynelos* de Wintershof-West, on constate que l'amplitude des variations individuelles est très nettement plus importante sur la grande espèce, *Cynelos helbingi*, où la longueur de M_1 est de 23,4 mm $\pm$ 16 % que sur la petite, *C. schlosseri*, où la longueur de M_1 est de 16,8 mm $\pm$ 7 % (d'après les chiffres pris dans Kuss, 1965). Il apparaît donc que chez les Amphicyonidae l'amplitude des variations individuelles de taille est plus faible chez les petites espèces que chez les grandes.

Conclusions

Nos récoltes et celles de nos collaborateurs ont permis de doubler le matériel attribué à *Pseudarctos*. Son étude a permis les constatations suivantes :

1. Le genre *Pseudarctos* ne renferme qu'une espèce : *Pseudarctos bavaricus*. A l'intérieur de cette espèce, le matériel s'ordonne en trois sous-espèces qui s'échelonnent selon le temps, de la plus primitive et la plus petite, à la plus récente qui est aussi la plus évoluée. Il est possible qu'un matériel plus important amène à distinguer une quatrième sous-espèce. En attendant, nous admettrons les divisions suivantes :

Pseudarctos bavaricus aff. *bavaricus*	MN9
Pseudarctos bavaricus bavaricus	MM6-8
Pseudarctos bavaricus pontignensis	MN5
Pseudarctos bavaricus beaucensis	MN4b

2. L'espèce *socialis* appartient à un genre indépendant, *Ictiocyon*, qui est proche mais différent de *Pseudarctos*. Ce genre ne contient qu'une seule espèce.

3. De petite taille par rapport à leurs contemporains *Cynelos bohemicus*, *Amphicyon giganteus*, *Amphicyon major* et *Pseudocyon*, nos deux genres occupent des niches écologiques différentes. Ils relaient au début de l'Orléanien les *Cynelos* de petite et moyenne tailles qui donnent à Wintershof-West leur dernier éclat et sont sensiblement de mêmes dimensions. On peut donc admettre qu'ils avaient la même écologie.

Remerciements

J'ai reçu beaucoup d'aide pour mener à bien cette étude. D'abord l'aide scientifique de B. Azanza de Saragosse et de K. Heissig de Munich qui m'ont éclairé sur certains points obscurs de mes recherches, puis ceux qui m'ont prêté des pièces de leurs collections, MM. Escuillié, Gestin, J. J. Leroux, B. Pouit

et J. M. SINTURET, ceux qui m'en ont donné, AUTIPOUT, C. BULOT et C. HARÈNE, et tous ceux qui m'ont prêté main forte en venant fouiller avec moi en Orléanais (Mmes F. DE BROIN, C. JANOT-POPLIN, C. GOUJET-ZALC, mes collègues J. C. BARATIN, M. BRUNET, G. CALLAS, D. GOUJET, B. LOIRET, P. TAQUET, A. DE RICQLÈS, J.-L. WELCOMME), à Castelnau d'Arbieu (Mlle D. VISSET et mes collègues H. BUCHER, C. DE MUIZON, P. JANVIER et P. TASSY) et à Pellecahus (F. DURANTHON, H. LELIÈVRE et S. SEN). Le texte a été saisi par Mmes J. BRONDEL, J. MARÉCHAL et E. MOLIN, les dessins sont dus à la plume de Mme F. PILARD et les photographies à D. SERRETTE. Que tous trouvent ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGUSTI, J., L. CABRECA et S. MOYA-SOLA, 1985. — Sinopsis estratigrafica del Neogeno de la fosa del Valles-Penedes, *Paleont. y evol.*, Barcelone, **18** : 57-81.

BUCHER, H., 1982. — Étude des genres *Marcuinomys* Lavocat et *Lagopsis* Schlosser (Lagomorpha, Rodentia) du Miocène inférieur et moyen de France, *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **4**, C, (1-2) : 43-74.

CRUSAFONT, M., J. F. VILLALTA et J. TRUYOLS, 1955. — El burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. *Mem. Comun. Inst. geol., Diput. Prov. Barcelona*, **12** : 1-272.

DEHM, R., 1942. — Uber einige Amphicyoniden aus süddeutschen Oligocän und Miocän. *Zentbl. Miner. Geol. Paläont.*, Stuttgart. Abt. B, **1** : 12-21.

— 1950. — Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalien) von Wintershof-West bei Eischstätt in Bayern. *Abh bayer. Akad. Wiss.*, München math. nat. Kd., N.F., **58** : 1-141.

DEPÉRET, C., 1892. — La faune de mammifères miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). *Archs. Mus. Hist. nat. Lyon*, **5** : 1-93.

ENGESSER, B., 1972. — Die obermiozäne Saugetierfauna von Anwil (Baselland). *Tätigk. Naturf. Ges. Baselland*, Basel, **18** : 1-363.

GINSBURG, L., 1961. — La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). *Mém. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, NS. C, **9** : 1-190.

— 1972. — Sur l'âge des Mammifères des faluns miocènes du Nord de la Loire. *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **274** : 3345-3347.

— 1974. — Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. *Mém. BRGM*, Orléans, **78** (1) : 152-167.

— 1989. — Les mammifères des sables du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **11**, C, (2) : 101-121.

— 1989. — The faunas and stratigraphical subdivisions of the Orleanian in the Loire Basin (France). *In* « European neogene Mammal chronology ». E. H. Lindsay, V. Fahbusch, P. Mein édit. Plenum press, New York, sér. A, 180 : 157-176.

GINSBURG, L., et C. BULOT, 1984. — Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian à la Romieu (Gers). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **6**, C, (4) : 353-377.

GINSBURG, L., et C. BULOT, 1987. — Les Suiformes (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian (Gers). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., **9**, C, (4) : 455-469.

GINSBURG, L., et M. TELLES ANTUNES, 1968. — *Amphicyon giganteus*, carnassier géant du Miocène. *Ann. Paléont.*, Paris, **54** : 1-32.

HEISSIG, K., 1973. — Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). *Saugetierkundl. Mitt.*, München, **21** : 25-30.

HELBING, H., 1937. — Zur odontologischen Charakteristik des genus *Pseudarctos* Schlosser. *Verh. naturf. Ges. Basel*, **48** : 7-14.

KOENIGSWALD, W. VON, 1969. — Die Maniden Pholidotae (Mamm.) des europäischen Tertiars. *Mitt. bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol.*, München, 9 : 61-71.

KUSS, S., 1962. — Problematische Caniden des europäischen Tertiärs. *Ber. Naturf. Ges. Freiburg*, **52** : 123-172.

— 1965. — Revision der europaischen Amphicyoninae (Canidae, Carnivora, Mamm.). *Sber. heidelb. Akad. Wiss.*, Math. naturkl., **1** : 1-168.

MEIN, P., 1989. — Updating of MNzones. *In* European Neogene Mammal chronology, *Nato ASI*, New-York, ser. A, **180** : 73-90.

SCHLOSSER, M., 1899. — Ueber die Bären und bärenahnlichen Formen des europaischen Tertiärs. *Paleontographica*, Stuttgart : 93-146.

— 1901. — Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna der böhm. Braunkohlenformation. *Abh. td. naturw.-med. Ver. f. Böhm.*, Lotos, Prag., **2** (3) : 1-43.

— 1902. — Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste auf den süddeutschen Bohnerzen. *Geol. Paläont. Abh.*, Jena, N.F., **5** (3) : 117-258.

— 1904. — Notizen über einige Säugetiere aus dem Miocän von Württemberg und Bayern. *Neues Jb. Miner.*, B, **19** : 485-502.

STEHLIN, H. G., 1900. — Uber die Geschichte den Suiden-Gebisses. *Abh. schweiz, paläont. Ges.*, Basel, **26** : 1-335; **27** : 376-527.

TASSY, P., 1977. — Découverte de *Zygolophodon turicensis* (Schinz) (Proboscidea, Mammalia) au lieu dit Malartic à Simorre, Gers (Vindobonien moyen), implications paléontologiques et biostratigraphiques. *Géobios*, **10** (5) : 655-669.

THENIUS, E., 1949. — Die Carnivoren von Goriach (Steiermark). *Sber. Öst. Akad. Wiss.*, math.-nat. Kl 1bt. 1, **1958** (9-10) : 695-762.

— 1949. — Die Tortone Saügetierfauna von Neudorf an der March (CSR) und ihre Bedeutung für die Helvet-Torton Grenze (Vorläufige Mitteilung). *Anz. Öst. Akad. Wiss.*, mat. nat. Kl., **7** : 160-171.

— 1952. — Die Saügetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (CSR). *Neues Jb. Geol. v. Paläont.*, Stuttgart, **96** : 27-136.

TOBIEN, H., 1955. — Neue und wenig bekannte Carnivoren aus den unterpliocänen Dinotheriensanden Rheinhessen. *Notizbl. hess. Landesamt. Bodenforsch. Wiesbaden*, **83** : 7-31.

VIRET, J., 1933. — Contribution à l'étude des Carnassiers miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **21** (18) : 1-31.

— 1951. — Catalogue critique de la faune des Mammifères de la Grive-Saint-Alban (Isère). *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, **3** : 1-102.

PLANCHE I

Pseudaretos bavaricus beaucensis nov. ssp. de Baigneaux.

1 — Fragment d'hémimandibule droite avec alvéoles de C et de P_2, P_3-P_4, M brisée (Ba 67) : a, face linguale ; b, face occlusale ; c, face labiale (× 1).

2 — Hémimandibule gauche (Ba 66), type de la sous-espèce : a, face labiale ; b, face occlusale ; c, face linguale (× 1) ; d, face occlusale (× 2).

3 — Première phalange (BA 92), face dorsale (× 1).

Pseudaretos bavaricus bavaricus Schlosser 1899, de En Péjouan à Simorre.

4 — Cubitus droit (SEP 122) : a, face latérale ; b, face médiale (× 1).

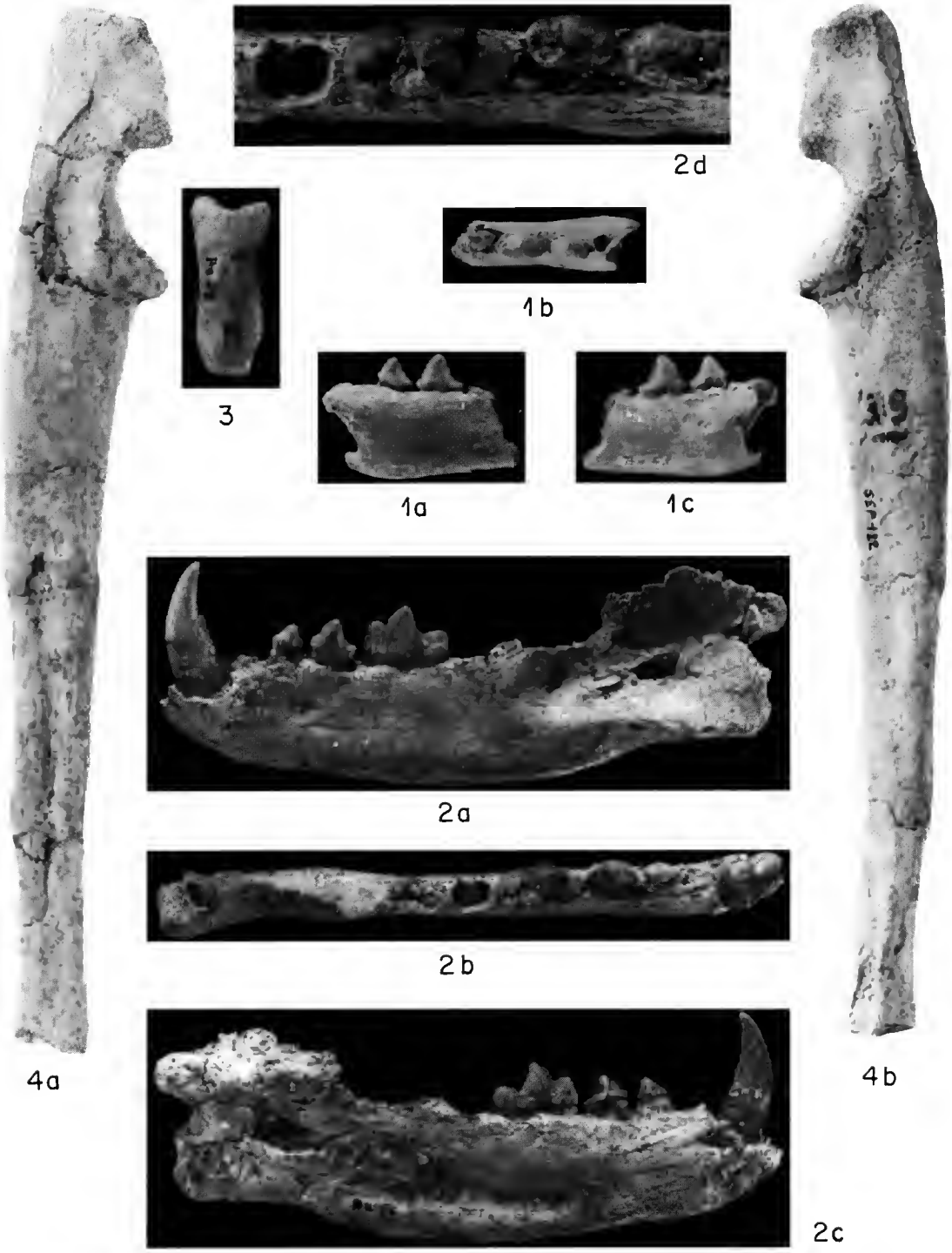


PLANCHE I

PLANCHE II

Ictiocyon socialis (Schlosser, 1904) d'Artenay.

1 — P^4g (Ar 2449), face labiale.
2 — M^1d (Ar 2554), face occlusale.
3 — M^2d (Ar 2556), face occlusale.
4 — M_2g (Ar 2448) : a, face linguale; b, face occlusale; c, face labiale.
5 — Hémimandibule droite avec C, P_2-M_3 (Ar 2447) : a, face linguale; b, face occlusale; c, face labiale.
6 — Cubitus droit (Ar 6) : a, face latérale; b, face médiale.

(Toutes les figures de cette planche sont à l'échelle 1.)

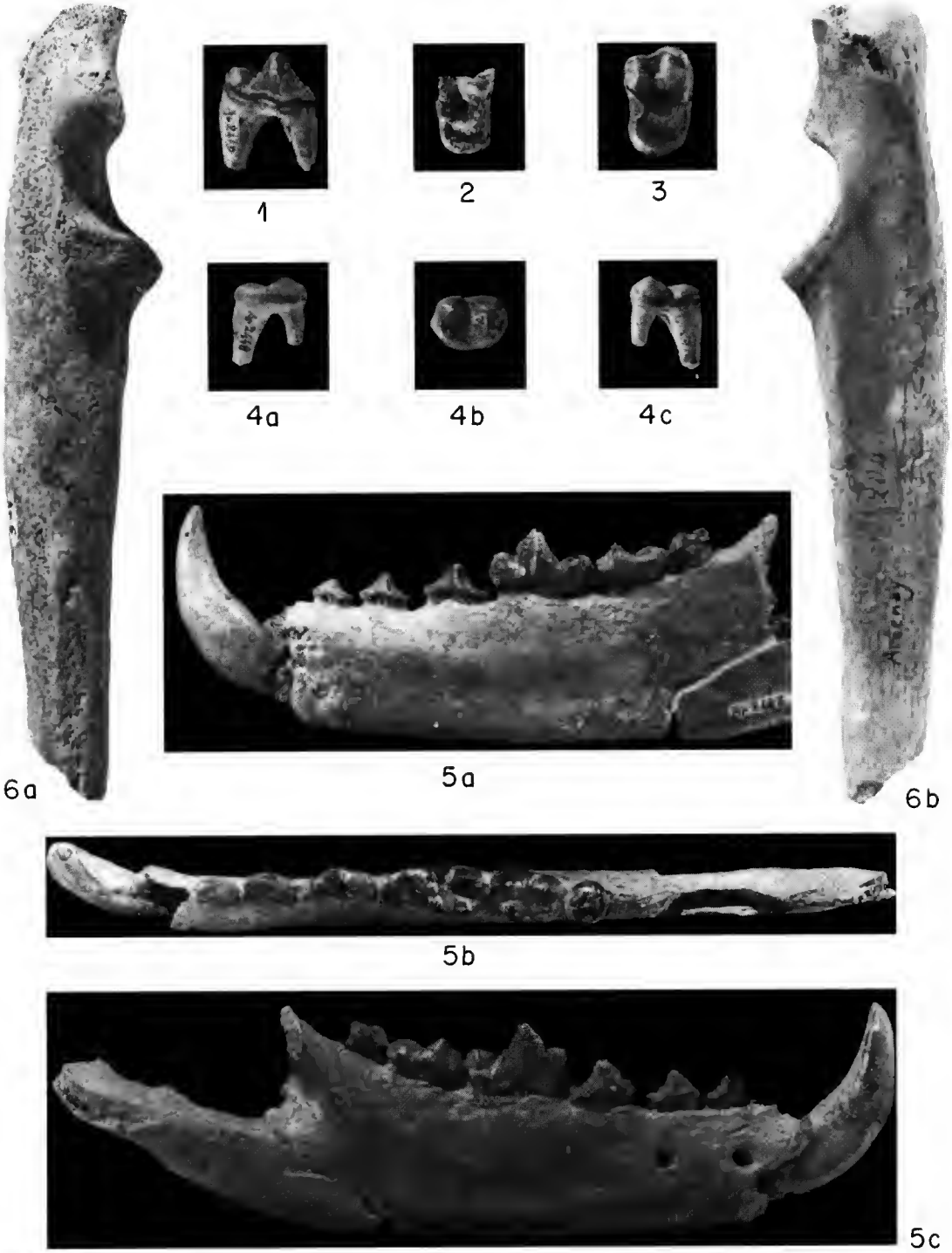


PLANCHE II

Le comité de rédaction du Bulletin du Muséum *remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus pour publication dans la section C au cours de l'année 1992 :*

L. Beltan, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

A. Blieck, Université de Lille I, UER Sciences de la Terre, Laboratoire de Paléobotanique, URA 1365 du CNRS, 59655 Villeneuve d'Asq cedex.

H. Cappetta, Laboratoire de Paléontologie, Université de Montpellier II, place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex.

D. S. Cassidy, Dept. of Geology, Florida State University, Tallahassee, Florida 33306 (USA).

B. David, Laboratoire de Paléontologie, Bd Gabriel, 21000 Dijon.

J. L. Franzen. Natur-Museum und Forschungsinstitut, Senckenberg, Frankfurt-am-Main (Allemagne).

Dr Gingerich, Museum of Paleontology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109 (USA).

L. Ginsburg, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

D. Goujet, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

C. Guérin, Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard (Lyon I), 27/43, Bd du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne cedex.

K. Heissig, Institut für Palaeontology, 10/11, Richard Wagner Strasse, Munich (Allemagne).

J. Legrand, Laboratoire d'Entomologie, MNHN, 45, rue Buffon, 75005 Paris.

P. Mein, Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard, 15-45, Bd du 11 Novembre, 69621 Villeurbanne.

J. Péricart, Laboratoire d'Entomologie, MNHN, 45, rue Buffon, 75005 Paris.

Y. Plusquellec, Laboratoire de Paléontologie et de Stratigraphie du Paléozoïque, Faculté des Sciences, 6, av. Le Gorgeu, 29287 Brest cedex.

E. Poty, Laboratoire de Paléontologie Animale, Université de Liège, 7, place du Vingt-Août, 4000 Liège (Belgique).

J. Roman, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

N. Schmidt-Kittler, Institut für Geowissenschaften, Johannes Gutenberg — Universität Mainz, Saarstrasse 21, D-6500 Mainz (Allemagne).

D. Smith, Laboratoire de Minéralogie, MNHN, 61, rue Buffon, 75005 Paris.

S. Wenz, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

Achevé d'imprimer le 18 juin 1993.

Le Bulletin du 2e trimestre de l'année 1992 a été diffusé le 26 février 1993.

IMPRIMERIE F. PAILLART, B.P. 109, 80103 ABBEVILLE — (D. 8548)
DÉPÔT LÉGAL : 2e TRIMESTRE 1993.

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page). Joindre, si possible, la disquette avec le nom du logiciel utilisé.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

T. 54. — Véran (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

T. 55. — Busson (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

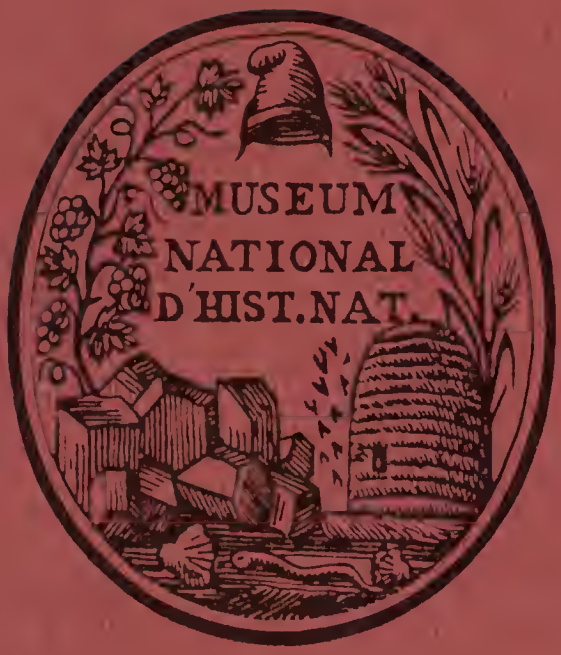
T. 56. — Saint-Martin, J.-P. — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 1990, 366 p., 160 fig., 32 tabl., 10 pl. phot.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon, « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1ère édit., 1962).

Ouvrages disponibles :

– *au Service de vente des Publications du Muséum 57, rue Cuvier, 75005 Paris* (vente en France et Dom-Tom)
– *à Universal Book Services P.O. Box 321, 2300 AH Leiden, The Netherlands* (vente à l'étranger)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.